

АКАДЕМИЯ НАУК СССР

ВСЕСОЮЗНОЕ БОТАНИЧЕСКОЕ ОБЩЕСТВО

БОТАНИЧЕСКИЙ ЖУРНАЛ

ТОМ 69

9

СЕНТЯБРЬ



«НАУКА»
ЛЕНИНГРАДСКОЕ ОТДЕЛЕНИЕ
1984

*Журнал основан в 1916 г.
Издается 12 раз в год*

РЕДАКЦИОННАЯ КОЛЛЕГИЯ

В. И. Василевич, А. Е. Васильев (*зам. главного редактора*), М. М. Голлербах,
Т. И. Капралова (*отв. секретарь*), Е. М. Лавренко, Н. А. Миняев,
Б. Н. Норин (*зам. главного редактора*), Т. И. Серебрякова, А. К. Скворцов,
А. Л. Тахтаджян (*главный редактор*), Х. Х. Трасс, Ан. А. Федоров, С. К. Черепанов
(*зам. главного редактора*), М. С. Яковлев, А. А. Яценко-Хмелевский.

EDITORIAL BOARD

S. K. Cherepanov (*Associate Editor*), An. A. Fedorov, M. M. Hollerbach, T. I. Kapralova
(*Secretary*), E. M. Lavrenko, N. A. Miniaev, B. N. Norin (*Associate Editor*), T. I. Serebryakova, A. K. Skvortsov, A. L. Takhtajan (*Editor-in-Chief*), H. H. Trass, V. I. Vasilovich, A. E. Vassilyev (*Associate Editor*), M. S. Yakovlev, A. A. Yatsenko-Khmelevsky.

РЕДАКЦИОННЫЙ СОВЕТ

В. А. Алексеев, Э. Ц. Габриэлян, М. В. Горленко, И. К. Дагис, К. З. Закиров,
Н. И. Караева, Л. Я. Курочкина, Л. И. Малышев, Б. Т. Матиенко, Ю. С. Насыров,
Г. Ш. Нахуцришвили, Н. Т. Нечаева, Э. Х. Пармасто, В. И. Парфенов,
К. М. Сытник, Л. В. Табака, В. Н. Тихомиров, С. С. Харкевич.

EDITORIAL COUNCIL

V. A. Alexeyev, I. K. Dagis, E. Ts. Gabrielian, M. V. Gorlenko, N. I. Karaeva,
S. S. Kharkevich, L. Ya. Kurochkina, L. I. Malyshev, B. T. Matienko, G. Sh. Nakhutzhishvili, Yu. S. Nasyrov, N. T. Nechaeva, V. I. Parfenov, E. Kh. Parmasto,
K. M. Sytnik, L. V. Tabaka, V. N. Tikhomirov, K. Z. Zakirov.

Зав. редакцией М. П. Тулина. Технический редактор Г. А. Смирнова
Корректоры Е. А. Гинстлинг, О. В. Олендская и Л. А. Привалова

Сдано в набор 11.06.84. Подписано к печати 17.08.84. М-30885. Формат бумаги 70×108¹/₁₆
Бумага № 2. Гарнитура обыкновенная. Печать высокая. Усл. печ. л. 13.65
Усл. кр.-отт. 14.18. Уч.-изд.-л. 17.41. Тираж 2195. Тип. зак. 1626.

Издательство «Наука», Ленинградское отделение. 199164, Ленинград, В-164, Менделеевская линия, 1
«Ботанический журнал», тел. 218-36-12

Ордена Трудового Красного Знамени Первая типография издательства «Наука»
199034, Ленинград, В-34, 9 линия, 12

УДК 581.454

А. Е. Васильев

СТРОЕНИЕ И ОБРАЗОВАНИЕ МИКРОФИБРИЛЛ КЛЕТОЧНОЙ ОБОЛОЧКИ

A. E. VASSILYEV. THE STRUCTURE AND FORMATION OF CELL WALL MICROFIBRILS

Сделан вывод, что для обозначения структурной единицы целлюлозы в интактной оболочке должен быть оставлен только один термин — «микрофибрилла»; термины «элементарная фибрилла», «макрофибрилла», «протофибрилла» и «мицелла» или неверны, или вносят путаницу в понятие. Размер поперечника кристаллической части микрофибрилл в первичной оболочке варьирует чаще всего в пределах 1.5—3 нм (с паракристаллическим футляром 3—8 нм), во вторичной оболочке — 2—4 (наличие футляра здесь не доказано). Прежние данные (10—25 нм), полученные на материале реплик микрофибрилл после экстракции веществ матрикса из оболочки, оказались значительно завышенными. Латеральная агрегация микрофибрилл в более крупные единицы у высших растений в нативной оболочке не происходит. Соседние целлюлозные цепи в микрофибрилле расположены параллельно, а не антипараллельно, как считали ранее. Микрофибриллы синтезируются на наружной поверхности плазмалеммы скорее всего с помощью терминальных комплексов трех типов, которые встроены в плазмалемму и движутся в ее плоскости, оставляя после себя готовую микрофибриллу. Терминальные комплексы содержат все ферменты биосинтеза целлюлозы. Образование, кристаллизация и ориентация микрофибрилл в оболочке происходят одновременно и направляются клеткой. Ориентацию микрофибрилл микротрубочки непосредственно не контролируют.

В последнее десятилетие основное внимание исследователей, занимающихся клеточной оболочкой, было сосредоточено на изучении ее строения, закономерностей образования и роста, структуры и механизма синтеза микрофибрилл. Настоящий обзор посвящен микрофибриллам.

Строение микрофибрилл

Большинство авторов сейчас считают, что микрофибрилла состоит из двух частей — центральной кристаллической (иногда называемой также кристаллитом или элементарной фибриллой) и наружной паракристаллической (футляр, или чехол, микрофибриллы). При этом речь обычно идет о фибриллах первичной оболочки. В отношении строения и химического состава футляра мнения исследователей расходятся. Так, R. D. Preston (1974b, 1979) считает, что футляр и в первичной, и во вторичной оболочке имеет толщину в несколько молекул полисахаридов. В состав футляра входят гемицеллюлозы и целлюлоза (рис. 1), причем доля участия последней по направлению к поверхности фибриллы снижается. Мнение автора о наличии гемицеллюлоз в футляре основано на их сохранении (до 15 %) после химической экстракции из вторичной оболочки матричных полисахаридов, при которой целостность микрофибрилл не нарушается (Preston, 1974a). Цепи полисахаридов в футляре не столь параллельны, как в центре микрофибриллы. Между молекулами гемицеллюлоз, длина которых неизмеримо меньше, чем длина молекул целлюлозы, водородные связи не образуются. Все это и обуславливает паракристаллический характер футляра.

P. Hoffmann и N. Parameswaran (1976) считают, что в одревесневшей оболочке лигнин проникает и в футляр микрофибрилл. Согласно A. J. Stamm и W. E. Smith (1969), во вторичной оболочке клеток высушенной древесины футляр тоньше кристаллической сердцевины микрофибриллы (составляет одну ее

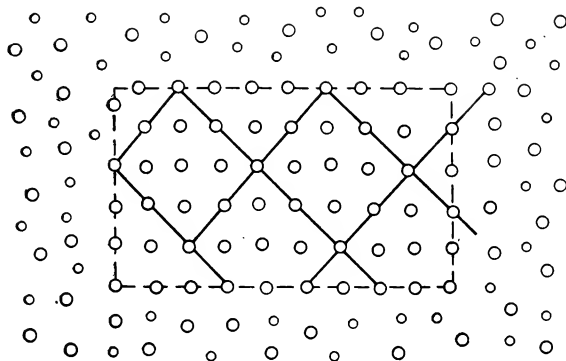


Рис. 1. Строение целлюлозной микрофибриллы на поперечном срезе (по: Preston, 1974a).

Прямоугольник в центре — кристаллическая часть микрофибриллы, снаружи от нее — паракристаллический футляр, сплошные линии ограничивают элементарные ячейки целлюлозы, крупные кружки — цепи целлюлозы, мелкие — цепи гемицеллюлоз.

треть). При набухании в футляр проникает вода и толщина его значительно увеличивается.

По Preston (1979), микрофибриллы в оболочке в отдельных местах должны контактировать друг с другом с образованием водородных связей, что основано на факте сохранения относительной прочности оболочки и после удаления матричных полисахаридов; однако сближение микрофибрилл, по нашему мнению, может происходить и в результате экстракции матрикса. По J. A. Монго с соавторами (1976), в первичной оболочке микрофибриллы связаны друг с другом белком (ковалентная связь). Окончательно вопрос о том, контактируют ли микрофибриллы друг с другом, не решен даже в отношении вторичной оболочки, где содержание их значительно выше (Неуп, 1969).

W. Herth и Y. Meyer (1977) полагают, что футляр ограничивает поперечный размер микрофибрилл и связывает их друг с другом. Однако это не совсем так: размер фибрилл скорее всего определяется протопластом самой клетки (см. ниже).

W. G. Bauer с соавторами (1973) и P. Albersheim (1975) на основе тонкого биохимического анализа компонентов оболочки пришли к выводу, что в первичной оболочке двудольных растений футляр микрофибрилл состоит только из мономолекулярного слоя гемицеллюлозы ксилоглюкана (у однодольных — арабиноксилана), у которого глюкановые цепи располагаются параллельно цепям целлюлозы и связаны с ними водородной связью, а боковые ответвления из ксилана — перпендикулярно (рис. 2). Мономолекулярный слой этого гетерополисахарида в футляре сплошной (на схеме для удобства показан прерывистым — обозначены только некоторые короткие его цепи). Интересно в связи с этим, что в первичных оболочках (клетки Rosa, культивируемые in vitro) в отличие от вторичных оболочек содержание ксилоглюкана в футляре микрофибрилл было очень низким — не более 3% (Chanzy e. a., 1979). Следует отметить, что Preston (1979) не согласен, что футляр в первичной оболочке состоит из ксило-

глюкана, а считает, что в его состав входит чистый ксилан.

К. Mühlethaler (1965, 1967) и A. Frey-Wyssling (1976) наличие у микрофибрилл паракристаллического футляра (по крайней мере во вторичной оболочке) отрицают (рис. 3), считая, что они полностью кристаллически. Frey-Wyss-

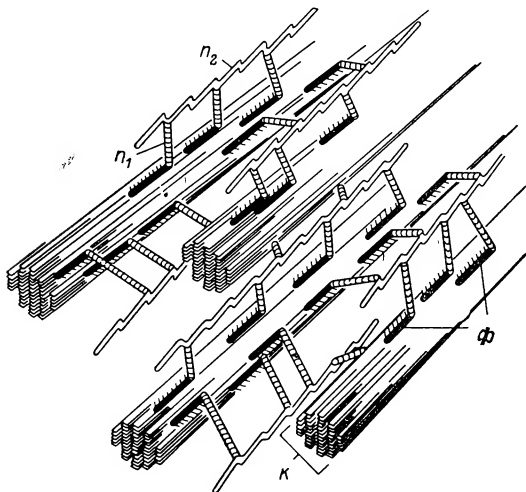
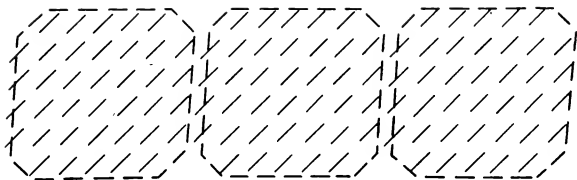


Рис. 2. Строение микрофибрилл в первичной оболочке двудольных (по: Albersheim, 1975).

k — кристаллическая часть микрофибриллы, ф — мономолекулярный футляр из гемицеллюлозы (ксилоглюкана); n_1 , n_2 — пектиновые вещества матрикса (n_1 — арабиногалактан, n_2 — рамногалактоуранан).

Рис. 3. Строение целлюлозной микрофибриллы (по: Mühlethaler, 1965; Frey-Wyssling, 1976).

Микрофибрилла лишена паракристаллического футляра и состоит из трех латерально фасцированных «элементарных фибрилл».



ling также отмечает, что, по данным рентгеноструктурного анализа, лишь 45% целлюлозы в первичной и около 70% во вторичной оболочке являются кристаллическими. Однако он объясняет это не наличием паракристаллического футляра у микрофибрилл, а искривлением в кристаллической решетке наружных цепей, где они могут подвергаться осцилляции, вызывающей рассеивание рентгеновых лучей, на основании которого и создается впечатление о неполной кристалличности целлюлозы. При этом Frey-Wyssling исходит из того, что в кристалле целлюлозы более 50% цепей расположено на его поверхности. Другой причиной неполной кристалличности целлюлозы, по мнению этого автора, является то, что чаще целлюлозные цепи оканчиваются в разных участках фибриллы и в этих участках гомогенность цепной решетки нарушается. Эти зоны в сумме также вносят вклад в беспорядочное рассеивание рентгеновых лучей. Отсюда следует вывод, что для объяснения неполной кристалличности целлюлозы в оболочке нет необходимости допускать наличие дополнительных цепей снаружи от кристаллической решетки. Такая интерпретация для вторичной оболочки представляется убедительной.

Многие авторы (Mühlethaler, 1967; Cox, Juniper, 1973; Preston, 1974b; Chanzy e. a., 1979, и др.) считают, что паракристаллические зоны располагаются через определенные промежутки (20—60 нм) и по длине микрофибрилл; как и в футляре, в них наряду с целлюлозой могут входить и цепи гемицеллюлоз. По нашему мнению, этим могут объясняться (по крайней мере отчасти) как данные о присутствии в микрофибриллах нецеллюлозных компонентов, так и данные о неполной кристалличности целлюлозы.

В отношении формы поперечного сечения микрофибрилл мнения исследователей также противоречивы. В схеме P. Albersheim (1975; см. рис. 2) они показаны круглыми, в схемах Frey-Wyssling и Mühlethaler (см. рис. 3) — квадратными. Большинство же исследователей считают микрофибриллы прямоугольными или эллипсоидальными с более широкой стороной, обращенной параллельно поверхности клетки.

R. D. Preston (1974b) полагает, что в реальной оболочке с учетом действия поверхностных сил микрофибриллы должны быть эллипсоидальными (овальными). Специальное тщательное электронно-микроскопическое исследование, проведенное Т. Goto с соавторами (1975) на вторичных оболочках клеток желатинозного (нелигнифицированного) слоя реактивной древесины *Populus euroamericana* с помощью разных методов подготовки препаратов (негативное окрашивание, напыление, ультратонкие срезы), позволило заключить, что микрофибриллы являются прямоугольными или квадратными, а мнение о круглой или эллипсоидальной их форме основано на изучении косых срезов.

Длину целлюлозных микрофибрилл удалось пока измерить (на репликах оболочки целой клетки) только у одноклеточной водоросли *Glaucocystis nostochinearum* (Willison, Brown, 1978). В среднем она составила 31 мкм (максимальная — 44). Как считают авторы, это значение должно быть увеличено вдвое, поскольку, вероятно, микрофибриллы не прерываются на полюсах клетки, но там они плохо заметны. У высших растений, как известно, степень полимеризации целлюлозы в первичной оболочке составляет 2—6 тыс., что соответствует длине глюкановых цепей 1—3 мкм; во вторичной оболочке она значительно выше — 13—16 тыс. (6.5—8 мкм). Длина же микрофибрилл, очевидно, больше длины цепей, поскольку их концы в микрофибрилле прерываются скорее не в одном, а в разных местах (Frey-Wyssling, 1976), поэтому нет никаких оснований считать, что у высших растений по крайней мере во вторичной оболочке микрофибриллы короче, чем у водорослей.

Раньше полагали (см.: Фрей-Висслинг, Мюлеталер, 1968), что соседние глюкановые цепи в микрофибрилле расположены антипараллельно, т. е. у одной цепи гликозидные связи образуются в порядке 4—1, а у другой — в порядке 1—4. Сейчас исследователи пришли к выводу о параллельности цепей (Robinson, 1977; Preston, 1979).

Толщину микрофибрилл вначале определили косвенным путем — методом рентгеноструктурного анализа, позволяющего установить средний диаметр кристаллической части фибрилл. При этом обычно получали значение 3.5 нм, соответствующее толщине 36 глюкановых цепей. Прямое измерение толщины фибрилл у высших растений в электронном микроскопе на репликах высушенной вторичной оболочки после экстракции из нее веществ матрикса чаще всего давало величины в пределах 10—25 нм (см.: Васильев, 1966; Mühlethaler, 1967; Фрей-Висслинг, Мюлеталер, 1968, и др.). Объяснять полученное расхождение исследователи стали тем, что по крайней мере во вторичной оболочке 3.5 нм фибриллы (элементарные фибриллы) латерально объединяются (фасциация) в более крупные (обычно по 3—4) лентовидные агрегаты со значением ширины, кратным 3.5 нм, — микрофибриллы, а те в свою очередь — в еще более крупные, видимые в световой микроскоп макрофибриллы.

Концепция элементарных фибрилл, обоснованная впервые К. Mühlethaler (1960, цит. по: Frey-Wyssling, 1976), получила широкое распространение (Mühlethaler, 1965; Фрей-Висслинг, Мюлеталер, 1968; Kerr, Goring, 1975; Frey-Wyssling, 1976; и др.) и попала во многие учебники. Однако против нее решительно высказался R. D. Preston (1974a, b, 1979), доказывающий, что единственной структурной единицей целлюлозы в оболочках клеток всех растений является лентовидная микрофибрилла одинаковой (4.5×8.5 нм) толщины и что термин «элементарная фибрилла» соответствует ее центральной кристаллической части; никакой латеральной фасциации элементарных фибрилл в нативной оболочке не происходит. Preston отмечает, что метод реплик приводит к завышению размера на значение толщины реплики.

Последние данные свидетельствуют о справедливости критики концепции элементарных фибрилл. Эти данные получены с помощью более точных методов измерения — негативного окрашивания изолированных микрофибрилл и ультратонких срезов оболочки. При негативном окрашивании краситель (чаще всего фосфорно-вольфрамовая кислота) проникает в футляр микрофибриллы или ее окружение, а кристаллическая часть остается светлой.

Сходная с получаемой при негативном окрашивании картина наблюдается и на ультратонких срезах после окраски цитратом свинца и уранилацетатом. Следует отметить, что в клетках с одревесневшими оболочками микрофибриллы в первичных оболочках на ультратонких срезах не выявляются совсем; обычно не видны они и во вторичных оболочках клеток древесины покрытосеменных (Васильев, 1981).

На ультратонких срезах при больших увеличениях иногда видно, что в клетках с одной первичной оболочкой периферия микрофибрилл состоит из плотно упакованных гранул. Прерывистость такой окраски может объясняться тем (Wardrop *et al.*, 1979), что раствор контрастирующего вещества на поверхности кристаллической части фибриллы, недоступной для воды, в результате действия сил поверхностного натяжения оказывается нестабильным и распадается на гранулы, подобно тому как цилиндр жидкости вокруг несмачиваемой нити распадается на равномерно распределенные капли. Чаще же выявление футляра микрофибрилл на фоне прозрачного матрикса оболочки объясняют более высокой концентрацией полисахаридов, адсорбирующих краситель или связывающихся с ним, хотя G. Sox и B. Juniper (1973) считают, что свинец и уранил не имеют сродства к целлюлозе. С другой стороны, по M. Sinner с соавторами (1976), возможно, что цитрат свинца и уранилацетат реагируют с кислотными группировками ксиланов (и даже с целлюлозой). По мнению D. G. Robinson (1977), выявление темной периферии микрофибрилл на ультратонких срезах может объясняться связыванием тяжелых металлов, применяемых при подготовке препаратов, а может быть и результатом обезвоживания (т. е. артефактом), при котором происходит концентрация нецеллюлозных веществ вокруг

кристаллитов. Robinson, видимо, прав, когда пишет, что надежно измерить можно только ширину кристаллической части микрофибрилл.

Одни авторы (Preston, 1974a; Schnepf e. a., 1982; Schnepf, Deichgräber, 1983a) полагают, что негативное окрашивание микрофибрилл дает несколько заниженные результаты, другие (Cox, Juniper, 1973; Hanna, Côté, 1974; Herth, Meyer, 1977) считают, что результаты такие же, как и на ультратонких срезах и при рентгеноструктурном анализе (имеется в виду кристаллическая часть микрофибрилл).

Измерение поперечника кристаллической (неокрашиваемой) части микрофибрилл во вторичной оболочке методами ультратонких срезов или негативной окраски (Heup., 1966, 1969; Hanna, Côté, 1974; Goto e. a., 1975; Kerr, Goring, 1975; Sinner e. a., 1976) чаще всего давало величины 2—4 нм (в среднем 3.5), что соответствовало результатам рентгеноструктурного анализа. Такой же размер имел поперечник микрофибрилл в утолщениях клеточных оболочек колленхимы (Cox, Juniper, 1973). Данные же о толщине паракристаллического футляра для микрофибрилл вторичной оболочки в указанных работах обычно не приводятся; для волосков *Gossypium hirsutum* общий диаметр фибрилл, измеренный на сколах оболочки после замораживания, составил 6—8 нм (Willison, Brown, 1977). Для клеток колленхимы отмечается (Cox, Juniper, 1973), что общий диаметр фибрилл (с футляром) увеличивается на 1 нм по сравнению с диаметром без футляра (с 3—4 до 4—5 нм).

Для первичной оболочки приводятся следующие данные о размере поперечника микрофибрилл. У корневого волоска *Triticum aestivum* диаметр кристаллической части составляет 2 нм (с футляром 7—8 нм: Pluymaekers, 1978), у протопластов мезофилла *Nicotiana tabacum*, приступивших к формированию оболочки, — на ультратонких срезах 1.5×3 нм, с футляром 3×5 , после негативной окраски ширина фибрилл 1.2—4 нм, иногда наблюдалась латеральная агрегация соседних фибрилл в ленты шириной до 20 нм (Herth, Meyer, 1977); диаметр их варьировал даже в пределах одной фибриллы. По данным негативного окрашивания, у этого же объекта в работе J. Burgess и P. J. Linstead (1979) толщина микрофибрилл (с футляром) варьирует от 2 до 6 нм (6 нм, по мнению авторов, — результат агрегации трех 2 нм фибрилл). У клеток одного из сортов *Rosa*, культивируемых *in vitro*, диаметр кристаллической части составлял 2—3 нм (12—25 цепей: Chanzy e. a., 1979), гипокотили одного из видов *Lupinus* — 5—7 нм (Монго е. а., 1976), камбия *Pinus strobus* и *Populus* sp. — 1.5—2 нм, но встречались фибриллы и 3.5 нм (Hanna, Côté, 1974). На препаратах, приготовленных по методике замораживания—скалывания, ширина микрофибрилл (с футляром) составляла у «протонемы» папоротника *Adiantum capillus-veneris* 8 нм (Wada, Staehelin, 1981), у колеоптиля *Zea mays* — 8.5, у стелярных клеток корня этого же растения — 8 (Willison e. a., 1980).

В содержащей целлюлозу слизи эпидермы семян *Cydonia oblonga* и *Sinapis alba* большинство микрофибрилл после негативной окраски фосфорно-вольфрамовой кислотой или уранилацетатом имело диаметр 3—5, но много было и по 10, и по 1—1.5 нм (кристаллическая часть: Franke, Ermen, 1969). В слизи эпидермы семян *Collomia grandiflora* и видов рода *Ruellia* после негативной окраски диаметр кристаллической части микрофибрилл составлял 2—2.5, толщина футляра — 1.5, на ультратонких срезах — более 5 нм (Schnepf, Deichgräber, 1983a, b), т. е. при негативной окраске результаты были несколько занижены.

Таким образом, в первичной оболочке и слизи, содержащих целлюлозу с более низкой степенью кристалличности, размер кристаллической части микрофибрилл чаще всего составляет 1.5—3 нм (общий диаметр — 3—8), т. е. несколько меньше, чем во вторичной оболочке.

Итак, результаты последних, более точных измерений показывают, что прежние данные о размере поперечника целлюлозных микрофибрилл у высших растений в 10—25 нм, полученные методом реплик, значительно завышены. На самом деле в первичной оболочке диаметр микрофибрилл варьирует чаще всего в пределах 1.5—3 (с футляром 3—8), во вторичной — 2—4 нм (с футляром, если он есть, — 3—5). Неверно считать, что ширина микрофибрилл изменяется на ве-

личину, кратную 3.5 нм, и объяснять это латеральной агрегацией элементарных фибрилл. Такая агрегация в нативной оболочке у высших растений, очевидно, не происходит; она наблюдается лишь на высушенных препаратах после удаления из оболочки веществ матрикса, т. е. является артефактом. Агрегация фибрилл продемонстрирована только у водоросли *Micrasterias denticulata* (Giddings e. a., 1980). В нативной оводненной оболочке у высших растений микрофибриллы могут объединяться в группы или слои, однако при этом их индивидуальность сохраняется. Возможно, что паракристаллический футляр у микрофибрилл есть только в первичной оболочке, где их мало, они удалены друг от друга и степень кристалличности целлюлозы невысокая.

Из приведенных данных также следует (см.: Васильев, 1981), что основной (и, как правило, единственной) структурной единицей нативной целлюлозы в оболочке следует считать микрофибриллу, которая в большинстве случаев состоит из кристаллической центральной части (кристаллита), соответствующей понятию «элементарная фибрилла», и паракристаллического футляра. Термин «элементарная фибрилла» оказался неудачным, так как он предполагает существование единиц более высокого порядка, которых нет. Нет в оболочке также субэлементарных фибрилл (как и макрофибрилл); они могут возникать только при механическом разрушении оболочки (например, ультразвуком).

Морфологические аспекты образования микрофибрилл

До сих пор целлюлозные микрофибриллы не удалось получить в бесклеточной системе *in vitro*, тогда как живые клетки осуществляют этот процесс весьма эффективно. Так, по специально проведенным расчетам, зеленая хлорококковая водоросль *Acanthosphaera zachariasii* образует около 1 тыс. гликозидных связей на 1 целлюлозную цепь в минуту (Schnepf e. a., 1982), еще быстрее идет биосинтез микрофибрилл у граммотрицательной бактерии *Acetobacter xylinum* — 7.4 тыс. связей (Brown, Colpitts, 1978).

Биохимические и автордиографические данные (см.: Васильев, 1966; Robinson, 1977; Northcote, 1982, и др.) показывают, что в отличие от веществ матрикса, которые образуются в глубине клетки, микрофибриллы целлюлозы синтезируются на поверхности протопласта, на плазмалемме.¹

Еще в 1964 г. Preston, с помощью электронного микроскопа обнаруживший у некоторых водорослей гранулы на внутренней поверхности изолированной оболочки, приготовленной методом реплик, предложил кубоидную модель мультиферментных комплексов, ответственных за образование микрофибрилл. Однако, как оказалось, эти гранулы представляли собой артефакт — остатки цитоплазмы, которые не были удалены перед напылением оболочки. И на ультратонких срезах не удается различить какие-либо структуры, ассоциированные с плазмалеммой, которые можно было бы связать с синтезом микрофибрилл. Широкие возможности в этом плане открывает метод замораживания — скалывания, который позволяет изучать под электронным микроскопом большие поверхности плазмалеммы, раскалываемой надвое по внутренней гидрофобной части в нефиксированной оводненной клетке. На приготовленных таким методом препаратах можно увидеть гранулы различных размеров, представляющие собой интегральные белки мембраны. Однако попытки связать эти гранулы с образованием микрофибрилл (Robinson, Preston, 1972, и др.) не удавались, потому что на поверхностях разлома плазмалеммы не были видны отпечатки микрофибрилл в момент их образования. J. H. M. Willison (1976) объяснил это тем, что для предотвращения образования кристаллов льда во время замораживания живой материал предварительно обрабатывали криопротектором (глицерином), который вызывал плазмолиз с отставанием фибрилл от плазмалеммы. Автор показал, что без глицерина плазмалемма быстро замороженных (погружением в жидкий фреон) клеток кончиков корней *Phaseolus vulgaris* и молодых листьев *Nicotiana tabacum* в отличие от других компонентов цитоплазмы сохра-

¹ Правда, у одноклеточных золотистых водорослей *Pleurochrysis* (Brown, 1974) и *Chrysochromulina* (Allen, Northcote, 1975) состоящие из коротких целлюлозных микрофибрилл «чешуйки» синтезируются в цистернах диктиосомы, однако такой путь является исключением.

нялась хорошо и на обеих поверхностях ее разлома были отчетливо видны отпечатки образующихся микрофибрилл в виде вдавлений. Однако определенной приуроченности гранул в плазмалемме к этим отпечаткам обнаружить не удалось.

Впервые это сделали D. Montezinos и R. M. Brown в 1976 г. на материале автоспор зеленой хлорококковой водоросли *Oocystis apiculata*, откладывающих вторичную оболочку. Оболочка здесь имеет перекрестно-многослойную текстуру, т. е. состоит из большого (до 50) числа слоев, каждый толщиной в 1 микрофибриллу, с ориентацией фибрилл в соседних слоях под углом $\sim 90^\circ$ друг к другу. Под одним из концов микрофибриллы авторы обнаружили скопление правильно и плотно друг к другу расположенных гранул в плазмалемме диаметром 8.5 нм. На экстраплазматической поверхности разлома (Э-поверхности) скопление, получившее название терминального комплекса, состояло из 3 рядов (по 30—40 в каждом) гранул, идущих вдоль микрофибриллы. Общее число таких гранул в комплексе соответствовало числу цепей целлюлозы в микрофибрилле. На протоплазматической поверхности (П-поверхности) к концу отпечатка микрофибриллы был приурочен гранулярный тяж в виде ленты, состоящий из спаренных рядов гранул (по 8 в каждом ряду); ряды располагались почти поперек (под углом 70°) к оси микрофибриллы. Ширина тяжа (30 нм) и число гранул под микрофибриллой в этой половине плазмалеммы были значительно больше, чем в наружной половине (в терминальном комплексе). Очевидно, ряды гранул на П-стороне связаны с углублениями на Э-стороне, как и гранулы терминального комплекса, — свидетельство того, что оба типа гранул проходят плазмалемму почти насквозь. В отпечатках соседних микрофибрилл скопления гранул располагались на противоположных их концах. В спорах, прекративших отложение микрофибрилл, тяжи гранул в виде отдельных фрагментов были рассеяны в беспорядке по всей поверхности плазмалеммы.

Упорядоченное расположение гранул и приуроченность их к концам образующихся микрофибрилл свидетельствовали об их роли в биогенезе целлюлозы. Montezinos и Brown (1976, 1978) предположили, что терминальные комплексы являются местами синтеза целлюлозных цепей, сборки их в микрофибриллы (кристаллизации) и ориентации микрофибрилл. Каждая гранула, по мнению авторов, представляет собой мультиферментный целлюлозосинтезирующий комплекс, в котором протекают все реакции, приводящие к образованию целлюлозной цепи. Исходя из соответствия числа гранул в терминальном комплексе и числа цепей в микрофибрилле *Oocystis apiculata*, авторы предполагают, что каждая гранула синтезирует одну цепь, из чего следует, что размер микрофибриллы определяется числом гранул в комплексе. На основании представления о возможности латерального перемещения белковых компонентов в биомембране Montezinos и Brown считают, что терминальный комплекс движется в плоскости плазмалеммы («плывет» в жидком липидном наружном ее слое) и оставляет после себя готовую микрофибриллу (рис. 4), которая взаимодействует с нецеллюлозными полисахаридами оболочки, выделяющимися из протопласта путем экзоцитоза. Таким образом, микрофибриллам свойствен апикальный рост с одного конца и целлюлозные цепи в них, естественно, располагаются параллельно, а не антипараллельно, как думали раньше. В смежных микрофибриллах терминальные комплексы перемещаются в противоположных направлениях. Образование новой ламеллы (слоя) оболочки начинается с организации терминальных комплексов и ориентации гранулярных тяжей под ними под прямым углом к направлению терминальных комплексов предыдущего (расположенного снаруж от этого) слоя. По отношению ко всей клетке комплексы движутся по спирали к ее полюсам, достигнув которых, диссоциируют, а гранулярные тяжи теряют правильную ориентацию.

Гранулярные тяжи, выявляющиеся в П-половине плазмалеммы, непосредственно в образовании микрофибрилл, видимо, не участвуют, но движутся вместе с терминальными комплексами. Они могут осуществлять транспорт предшественников из гиалоплазмы к терминальным комплексам и участвовать в ориентации микрофибрилл. Процесс затвердевания (кристаллизации) микрофибрилл создает силу, которая толкает терминальные комплексы вдоль плазмалеммы (Robinson, Quader, 1981).

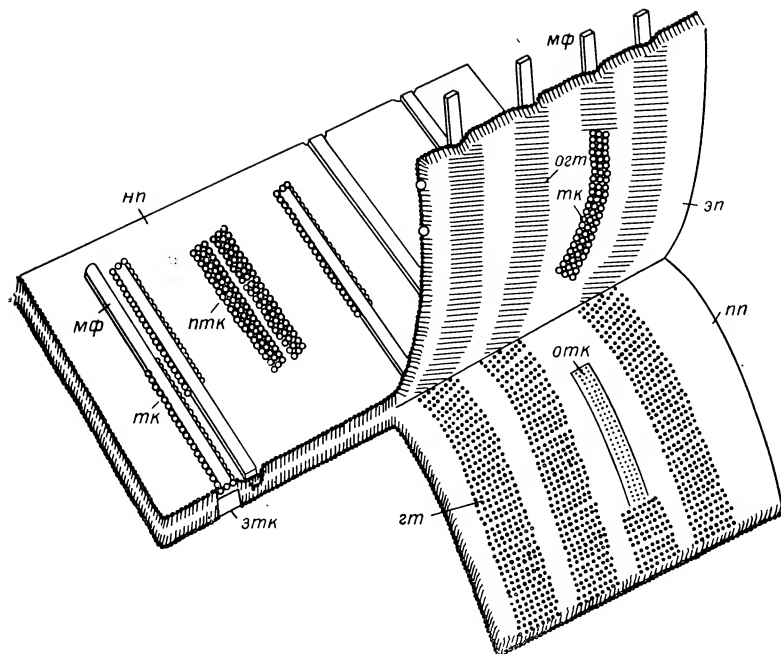


Рис. 4. Трехмерная схема строения плазмалеммы *Oocystis apiculata* с терминальными комплексами (тк) и синтезируемыми ими микрофибриллами (мф) (по: Montezinos, Brown, 1978).

гт — гранулярный тяж, зтк — зона возможного трансмембранного контроля ориентации микрофибрилл, нп — наружная поверхность плазмалеммы, огт — отпечаток гранулярного тяжа, отк — отпечаток гранулы терминального комплекса, птк — парный терминальный комплекс перед началом образования двух микрофибрилл, пп — протоплазматическая поверхность разлома плазмалеммы, зп — экстраплазматическая поверхность разлома.

Такие же терминальные комплексы и гранулярные тяжи были описаны у другого вида рода *Oocystis* — *O. solitaria* (Quader, Robinson, 1981; Robinson, Quader, 1981; Quader e. a., 1983). Эти авторы также считают, что каждая гранула терминального комплекса синтезирует одну (из ≈ 90 в микрофибрилле) цепь целлюлозы. Они предложили свою модель образования микрофибрилл (рис. 5), смысл которой в общем такой же, как и модели Montezinos, Brown (отличие состоит в том, что в ней гранулярный тяж выступает за пределы терминального комплекса и растущего конца микрофибриллы). D. Robinson и H. Quader (1981) отмечают, что после прекращения образования микрофибрилл терминальные комплексы из плазмалеммы исчезали.

В последнее время линейные комплексы из 3 рядов гранул на концах отпечатков микрофибрилл были обнаружены в Э-поверхности разлома плазмалеммы у изолированных протопластов сифоновых водорослей *Valonia macrophysa* и *Boergesenia forbesii*, синтезирующих крупные высококристаллические микрофибриллы. Гранулы у обоих видов были крупнее (9—12 нм), чем у видов *Oocystis*, как и длина терминальных комплексов (и число гранул в них): у *Valonia* — 350, у *Boergesenia*, образующего особо крупные (29 нм) микрофибриллы, — 490 нм (Ito e. a., 1983; Ito, Brown, 1984). В отличие от *Oocystis* у *Valonia* гранулярные тяжи на П-поверхности разлома плазмалеммы отсутствовали, вместо них здесь были видны такие же гранулы, как и на Э-поверхности, из чего следует, что гранулы терминального комплекса проходят насквозь через оба листка мембраны.

Согласно описанным схемам, синтезируемая терминальным комплексом микрофибрилла остается связанной с плазмалеммой до завершения своего образования, т. е. вся она параллельна плазмалемме.

У другой хлорококковой одноклеточной водоросли — *Glaucocystis nostochinearum* — терминальные комплексы микрофибрилл по общему очертанию и размерам были похожи на таковые у видов *Oocystis*, однако гранулы в них не выявлялись, гранулярные тяжи отсутствовали (Willison, Brown, 1978). У этой

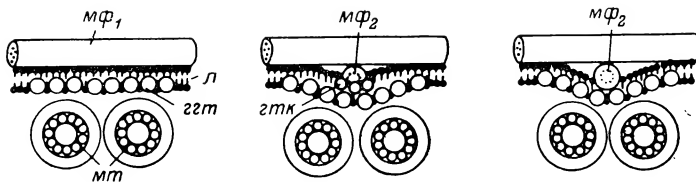


Рис. 5. Участок поперечного среза плазмалеммы *Oocystis solitaria* до (слева), в момент (в середине) и после (справа) прохождения терминального целлюлозосинтезирующего комплекса (по: Quader, Robinson, 1981).

мф₁ — микрофибрилла предыдущего слоя вторичной оболочки; *мф₂* — микрофибрилла в момент синтеза (ориентирована перпендикулярно предыдущей); *гтк* — гранула терминального комплекса; *гтг* — гранула гранулярного тяжа; *л* — липидный бислой плазмалеммы; *мт* — две микротрубочки, ориентированные параллельно откладываемой терминальным комплексом микрофибрилле.

водоросли в отличие от *Oocystis* у концов соседних микрофибрилл комплексы располагались в одном направлении.

Терминальные комплексы из линейно расположенных гранул были обнаружены также у грамотрицательной бактерии *Acetobacter xylinum*, синтезирующей целлюлозные микрофибриллы, объединенные в виде ленты, перпендикулярной поверхности клетки; лента выталкивается в среду культивирования (см.: Benziman e. a., 1980; Brown, 1980). Авторы предполагают, что здесь терминальный комплекс неподвижен (находится в липополисахаридном слое плазмалеммы), а движется микрофибрилла, постепенно выталкиваемая комплексом из плазмалеммы. Таким образом, предложено различать гипотезу мобильных сайтов синтеза микрофибрилл и гипотезу фиксированных сайтов. Последняя приложима только к очень немногим объектам, в частности к водоросли *Acantosphaera* (Schnepf e. a., 1982), у которой микрофибриллы, как и у *Acetobacter*, ориентированы необычно — перпендикулярно, а не параллельно плазмалемме (в совокупности образуют иглы на поверхности клетки).

У зеленой конъюгатной водоросли *Micrasterias denticulata* с концами отпечатков микрофибрилл у плазмалеммы были связаны совершенно другие структуры. Они имели вид розеток из гранул (Giddings e. a., 1980). У этой водоросли во вторичной оболочке несколько (до 17) микрофибрилл располагаются параллельно, образуя тяжи. Диаметр фибрилл в тяже неодинаков: наиболее крупные (до 20 нм) находятся в центре, а к периферии размер их постепенно уменьшается, причем, как уже говорилось, на препаратах, приготовленных по методу замораживания—разлома, видно, что более крупные фибриллы образуются за счет продольного объединения нескольких (до 10) более мелких, одинакового размера (5 нм) фибрилл. В период отложения вторичной оболочки на П-стороне разлома плазмалеммы были обнаружены овальные скопления гранул в виде розеток, расположенных рядами в гексагональном порядке. Число розеток в одном ряду было максимальным (10) в центре скопления, к периферии оно уменьшалось до 4—5. Каждая розетка состояла из 6 гранул диаметром 8 нм (как и у *Oocystis*), образующих плотное кольцо (с наружным диаметром 22 нм). Розетки сходных размеров и структуры были видны, но не столь отчетливо, и на Э-поверхности разлома. Различие состояло в том, что на Э-поверхности центр розетки давал тень при напылении — свидетельство того, что здесь располагалась глобула (диаметр 8—9 нм), тогда как на П-поверхности тени не было — свидетельство того, что центральная глобула пересекала оба слоя мембраны (выходила как в периплазму, так и в цитоплазму) и при разломе целиком вырывалась из П-слоя. Гранулы же розетки также пересекают всю плазмалемму, но при разломе они разрываются надвое. Расстояние между рядами розеток было равно расстоянию между отпечатками микрофибрилл в скоплении.

В первичной оболочке *Micrasterias denticulata* микрофибриллы располагаются в беспорядке, они все одинаково тонкие (5 нм). С концами их отпечатков в плазмалемме были связаны одиночные розетки таких же строения и размера, как и во вторичной оболочке. Авторы считают, что эти розетки (точнее их центральные глобулы) представляют собой терминальные целлюлозосинтезирующие комплексы, которые в отличие от линейных комплексов *Oocystis* пересекают всю плазмалемму.

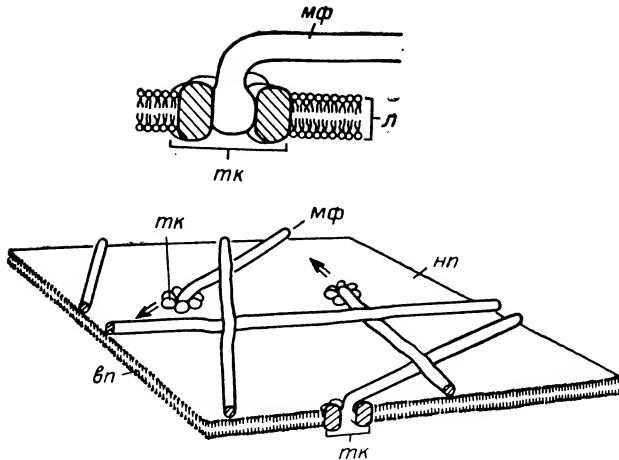


Рис. 6. Схема образования микрофибрилл (мф) в первичной оболочке *Micrasterias denticulata* (по: Giddings e. a., 1980).

Вверху — терминальный комплекс (тк) в виде одной розетки с синтезируемой им МФ на поперечном срезе плазмалеммы; внизу — трехмерная схема строения плазмалеммы с тремя тк. Стрелками обозначены направления движения двух тк в плоскости плазмалеммы, л — липидный бислой, нп — наружная поверхность, вп — внутренняя (цитоплазматическая) поверхность плазмалеммы.

На основании этих данных Т. Н. Giddings с соавторами (1980) предложили модели синтеза микрофибрилл, несколько различающиеся для первичной и вторичной оболочки.

В первичной оболочке терминальный комплекс состоит из одной розетки, которая, двигаясь в плоскости плазмалеммы, собирает микрофибриллу диаметром 5 нм (рис. 6). Во вторичной оболочке терминальные комплексы состоят из нескольких линейно расположенных розеток (от 10 в центре до 4—5 на периферии микрофибрилярного тяжа); в результате образуются более крупные параллельные друг другу микрофибриллы варьирующего диаметра со значением его, кратным 5 нм. Таким образом, число розеток в ряду пропорционально диаметру синтезируемой микрофибриллы, а упорядоченный характер их расположения обеспечивает упорядоченную (параллельную) ориентацию микрофибрилл во вторичной оболочке.

Собственно место синтеза целлюлозы в розетке — центральная глобула; в отличие от *Oocystis* она одна осуществляет синтез всей микрофибриллы. Роль же гранул, образующих периферию розетки, авторы не обсуждают.

Интересно отметить, что розетки такого же строения, как и в плазмалемме, были обнаружены и на разломе мембраны пузырьков Гольджи. Авторы предполагают, что здесь происходит сборка розеток и затем они находятся в неактивном состоянии до тех пор, пока не произойдет встраивание мембраны пузырьков в плазмалемму при экзоцитозе.

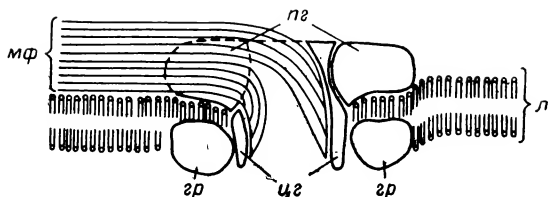
Терминальные комплексы в виде розеток с центральной глобулой обнаружены в плазмалемме методом замораживания—скалывания у других родов конъюгатных водорослей — *Closterium* и *Spirogyra* (Hotchkings e. a., 1983), а также у высшего растения — папоротника *Adiantum capillus-veneris* (Wada, Staehelin, 1984). У последнего они были выявлены в растущей апикальным ростом одноклеточной «протонеме», причем размеры и строение розеток полностью совпадали с таковыми у *Micrasterias denticulata*.

Как и в первичной оболочке водоросли, у папоротника они расположены беспорядочно (подобно микрофибриллам). Плотность их расположения была максимальной в зоне максимального удлинения клетки, а там, где удлинение и отложение оболочки прекращались, розетки исчезали. Следует, однако, отметить, что изображение розеток и отпечатков микрофибрилл было заметно менее четким, чем у *Micrasterias denticulata*.

Одновременно с *Oocystis* в лаборатории Р. М. Brown начали изучать методом замораживания—скалывания без криопротекторов и плазмалемму растущих растяжением клеток семенных растений. К настоящему времени данные

Рис. 7. Схема терминального комплекса, синтезирующего микрофибриллу (мф) первичной оболочки у *Zea mays* на поперечном срезе плазмалеммы (по: Mueller, Brown, 1980).

цг — центральная глобула; пг — периферические гранулы терминального комплекса; гр — гранула розетки, не входящая в комплекс; л — липидный бислой.



в этом отношении получены для волосков *Gossypium hirsutum*, кортикальной и стелярной паренхимы корня *Pinus*, *Zea mays*, *Raphanus sativus*, *Phaseolus vulgaris*, у кукурузы также — для паренхимы колеоптиля, у фасоли — гипокотилиа (Mueller, Brown, 1980, 1982; Willison e. a., 1980). В обсуждаемых статьях приводятся в основном снимки паренхимных клеток *Zea mays*, но имеется в виду, что сходные картины наблюдаются и у остальных исследованных семенных растений.

У клеток этих растений на обеих поверхностях разлома плазмалеммы, как и у *Micrasterias* и *Adiantum*, были обнаружены розетки из 6 гранул в виде кольца и центральной более крупной глобулы. Нужно, однако, отметить, что такие четкие картины розеток и отпечатков микрофибрилл (особенно на Э-поверхности разлома), связи их с концами фибрилл целлюлозы, какие наблюдались у водорослей, получены не были. Более того, у высших растений терминальные глобулярные комплексы иногда совсем не выявлялись в плазмалемме растущих клеток (Willison, 1976; Willison, Brown, 1977). Это, видимо, объясняется тем, что для семенных растений нужен особый режим подготовки материала, который пока еще не отработан, поэтому возможны артефакты.

Диаметр розеток у семенных растений был несколько больше, чем у *Micrasterias*, — 22—28, центральная глобула крупнее — 12 нм. Последняя была тесно связана с концом микрофибриллы и во время разлома отрывалась вместе с нею, оставляя в центре розетки в Э-листке плазмалеммы отверстие. Иногда она даже на незначительное расстояние пропирывала гранулы розетки и небольшой участок липидной части мембраны, оставляя в ней отверстие удлиненной формы. Поскольку эти отверстия у соседних розеток всегда были обращены в одну сторону от глобул, S. C. Mueller и Brown (1982) считают, что в отличие от *Oocystis* соседние микрофибриллы растут не в противоположном, а в одном и том же направлении. В отличие от *Micrasterias* гранулами розетки Mueller и Brown (1980) называют лишь частицы, остающиеся на П-поверхности разломанной плазмалеммы, которые только комплементарны гранулам, расположенным, как они считают, на наружной поверхности мембраны (рис. 7). Эти последние являются периферическими мембранными белками (не погружены в бислой) и отделены от гранул розетки монослоем липидов, поэтому в отличие от *Micrasterias* они не представляют собой две половины разорванной надвое структуры. Вместе с центральной глобулой, являющейся полостью внутри и пересекающей плазмалемму насквозь, периферические гранулы входят в терминальный синтезирующий целлюлозную микрофибриллу комплекс, который в общем функционирует так же, как и у *Micrasterias*. Роль же розеток на П-поверхности может состоять в переносе предшественников целлюлозы к терминальному комплексу.

D. H. Northcote (1982) высказывает опасение, что терминальные комплексы могут быть артефактом подготовки препаратов. Однако против этого свидетельствуют приуроченность их к концам отпечатков микрофибрилл на плазмалемме и исчезновение их при прекращении отложения микрофибрилл. Неопровержимые данные об их участии в образовании фибрилл будут получены тогда, когда удастся их выделить и провести биохимический анализ.

Из представления о функционировании терминальных комплексов следует, что синтез целлюлозных цепей, сборка их в микрофибриллы (кристаллизация целлюлозы) и ориентация микрофибрилл в оболочке происходят одновременно под контролем протопласта (Robinson, Quader, 1981). Однако существует точка зрения, что эти процессы независимы друг от друга и разделены во времени. Так, G. Leppard и J. Colvin (1978) и E. Schnepf с соавторами (1982) считают, что целлюлозная микрофибрилла в момент образования находится в набух-

шем, некристаллическом состоянии, глюкановые цепи или небольшие их агрегаты разделены молекулами воды. Последние авторы предполагают, что между синтезом глюкановых цепей и их сборкой в микрофибриллу имеется небольшой разрыв во времени (1 с). Затвердевание (кристаллизация) микрофибриллы происходит позднее с удалением из нее воды. Более того, J.-C. Roland и B. Vian (1979) и J. Burgess и P. Linstead (1979) допускают возможность самосборки и спонтанной упорядоченной ориентации микрофибрилл в периплазматическом пространстве оболочки чисто физико-химическим путем, вне связи с плазмалеммой. Уже отложенная оболочка служит для этого матрицей. При этом авторы ссылаются на известные факты спонтанного образования при определенных условиях кристаллических структур (вирусов, микротрубочек, мышечных белков) из других макромолекул, а также на собственные экспериментальные данные о способности экстрагированных из клеточных оболочек *Phaseolus* гемицеллюлоз при определенной концентрации и соответствующем рН собираться *in vitro* в параллельные фибриллы.

Однако J. H. M. Willison с соавторами (1980) пришли к заключению, что данные, на которых основан вывод Leppard и Colvin, являются артефактом подготовки препаратов и кристаллизация происходит одновременно с полимеризацией. Представлены экспериментальные доказательства (Zaag, 1977; Benziman e. a., 1980, и др.), что и кристаллизация целлюлозы направляется клеткой.

Уже давно в контролирующей роли цитоплазмы в ориентации микрофибрилл основное место приписывают кортикальным микротрубочкам. Это мнение основано на наблюдении, что ближайшие к плазмалемме микрофибриллы, как видно на скользящих срезах плазмалеммы, как правило, располагаются параллельно микротрубочкам. Обработка веществами, вызывающими деполимеризацию микротрубочек, приводила, как считали, к потере упорядоченной ориентации вновь откладываемых микрофибрилл. На этом основании I. B. Heath (1974) за 2 года до открытия терминальных комплексов Montezinos и Brown высказал гипотезу, что локализованные в плазмалемме мультимерные комплексы биосинтеза микрофибрилл движутся в плоскости мембраны и что это движение обеспечивают микротрубочки, образующие жесткие каналы, по которым и происходит перемещение комплексов. Последние имеют компонент, проходящий через плазмалемму и взаимодействующий с микротрубочками таким образом, что создается сила скольжения, которая движет комплексы вдоль плазмалеммы.

Однако последние исследования клеток с отчетливой перекрестно-много-слоистой текстурой микрофибрилл методом замораживания—скальвания не подтверждают контролирующей роли микротрубочек в ориентации фибрилл (Montezinos, Brown, 1978; Quader, Robinson, 1981; Robinson, Quader, 1981; Mueller, Brown, 1982, и др.). У *Oocystis* параллельная ориентация вновь откладываемых микрофибрилл после разрушения микротрубочек колхицином сохранялась, но не происходило периодической смены направления синтезируемых фибрилл, т. е. терялся механизм, ответственный за эту смену. После переноса клеток на среду без колхицина отложение оболочки в виде слоев с чередующейся ориентацией микрофибрилл возобновлялось. Параллельность откладываемых микрофибрилл при разрушении микротрубочек не исчезала и в оболочках клеток *Vigna angularis*. Интересно отметить, что у *Glaucooocystis* в период отложения оболочки из слоев с параллельными микрофибриллами микротрубочки были полностью отделены от плазмалеммы находящимися с нею в тесном мембранном контакте цистернами эндоплазматического ретикулума (Willison, Brown, 1978), что полностью предотвращало их влияние на встроенные в плазмалемму терминальные комплексы.

Возможно, что в контроле ориентации микрофибрилл играет роль периферический мембранный белок, расположенный на плазмалемме со стороны цитоплазмы (Montezinos, Brown, 1978). Он может оказывать влияние на текучесть окружающих терминальные комплексы липидных молекул плазмалеммы.

Представление о тесном контакте микрофибрилл с плазмалеммой в течение всего периода их образования ставит под сомнение существование так называемого периплазматического пространства (т. е. пространства между отложен-

ной оболочкой и плазмалеммой), которому некоторые авторы (см.: Roland, Vian, 1979) отводят важную роль в образовании оболочки. Действительно, как показали Willison и Brown (1978) на *Glaucozystis*, периплазматическое пространство, всегда четко различимое после обычной фиксации, исчезало при добавлении в фиксатор танниновой кислоты и ближайшие к плазмалемме микрофибриллы выглядели плотно прижатыми к ней. Однако, конечно, отсутствие периплазматического пространства в клетке *in vivo* окончательно еще не доказано, хотя и объяснимо, если учесть высокое тургорное давление, характерное для растительных клеток, которое должно прижимать протопласт к оболочке.

ЛИТЕРАТУРА

- Васильев А. Е. Проблемы изучения клеточной оболочки на современном этапе. — Бот. журн., 1966, т. 51, № 7, с. 990—1012. — Васильев А. Е. Электронно-микроскопическое исследование древесины. — В кн.: Современные проблемы древесинovedения. Воронеж: Коммуна, 1981, с. 19—22. — Фрей-Висслинг А., Мюлеталер К. Ультраструктура растительной клетки. М.: Мир, 1968. 453 с. — Albersheim P. The walls of growing plant cells. — Sci. Amer., 1975, vol. 232, N 4, p. 80—95. — Allen D. M., Northcote D. H. The scales of *Chrysochromulina chiton*. — Protoplasma, 1975, vol. 83, N 2, p. 389—412. — Bauer W. G., Talmadge K. W., Keegstra K., Albersheim P. The structure of plant cell walls. II. The hemicellulose of the walls of suspension-cultured sycamore cells. — Plant Physiol., 1973, vol. 51, N 1, p. 174—187. — Benizman M., Haigler C. H., Brown R. M. e. a. Cellulose biogenesis: polymerization and crystallization are coupled processes in *Acetobacter xylinum*. — Proc. Nat. Acad. Sci. USA., 1980, vol. 77, N 11, p. 6678—6682. — Brown R. M. The Golgi apparatus and endomembrane system: its role in the biosynthesis, transport, and secretion of cell wall constituents in *Pleurochrysis*. — Portug. Acta Biol., 1974, Sér. A, vol. 14, N 1—4, p. 369—384. — Brown R. M. The biosynthesis of cellulose. — Eur. J. Cell Biol., 1980, vol. 22, N 1, p. 462. — Brown R. M., Colpitts T. Y. Direct visualization of cellulose synthesis by high resolution dark field microscopy and time-lapse cinematography. — J. Cell Biol., 1978, vol. 79, N 2, pt. 2, p. 157a. — Burgess J., Linstead P. J. Structure and association of wall fibrils produced by regenerating tobacco protoplasts. — Planta, 1979, vol. 146, N 2, p. 203—210. — Chanzy H., Imada K., Mollard A. e. a. Crystallographic aspects of sub-elementary cellulose fibrils occurring in the wall of rose cells cultured *in vitro*. — Protoplasma, 1979, vol. 100, N 3—4, p. 303—316. — Cox G., Juniper B. Electron microscopy of cellulose in entire tissue. — J. Microscopy, 1973, vol. 97, N 3, p. 343—355. — Franke W. W., Ermen B. Negative staining of plant slime cellulose: an examination of the elementary fibril concept. — Z. Naturforsch., 1969, vol. 24b, N 7, p. 918—922. — Frey-Wyssling A. The plant cell wall. — In: Encycl. plant anatomy. Berlin: Springer Verlag, 1976, vol. 3, N 4. 294 p. — Giddings T. H., Brower D. L., Staehelin L. A. Visualization of particle complexes in the plasma membrane of *Micrasterias denticulata* associated with the formation of cellulose fibrils in primary and secondary cell walls. — J. Cell Biol., 1980, vol. 84, N 2, p. 327—339. — Goto T., Harada H., Saiki H. Cross-sectional view of microfibrils in gelatinous layer of poplar tension wood (*Populus euroamericana*). — J. Jap. Wood Res. Soc., 1975, vol. 21, N 10, p. 537—542. — Hanna R. B., Côté W. A. The sub-elementary fibril of plant cell wall cellulose. — Cytobiologie, 1974, vol. 10, N 1, p. 102—116. — Heath I. B. A unified hypothesis for the role of membrane bound enzyme complexes and microtubules in plant cell wall synthesis. — J. Theoret. Biol., 1974, vol. 48, N 2, p. 445—449. — Herth W., Meyer Y. Ultrastructural and chemical analyses of the wall fibrils synthesized by tobacco mesophyll protoplasts. — Biol. Cell., 1977, vol. 30, N 1, p. 33—40. — Heyn A. N. J. The microcrystalline structure of cellulose in cell walls of cotton, ramie, and jute fibers as revealed by negative staining of sections. — J. Cell Biol., 1966, vol. 29, N 2, p. 181—197. — Heyn A. N. J. The elementary fibril and supermolecular structure of cellulose in softwood fiber. — J. Ultrastr. Res., 1969, vol. 26, N 1/2, p. 52—68. — Hoffmann P., Parameswaran N. On the ultrastructural localization of hemicelluloses within delignified tracheids of spruce. — Holzforschung, 1976, vol. 30, № 1, p. 62—70. — Hotchkiss A. T., Roberts E. M., Ito T., Brown R. M. Microfibril assembly among selected algae of the Zygnematales. — J. Cell Biol., 1983, vol. 97, N 5, pt. 2, p. 415A. — Ito T., Brown R. M. The assembly of cellulose microfibrils in *Valonia macrophysa* Kütz. — Planta, 1984, vol. 160, N 4, p. 372—381. — Ito T., O'Neil R., Brown R. M. The assembly of cellulose microfibrils in selected siphonocladalean algae. — J. Cell Biol., 1983, vol. 97, N 5, pt. 2, p. 416A. — Kerr A. J., Goring D. A. I. The ultrastructural arrangement of the wood cell wall. — Cellulose Chem. Technol., 1975, vol. 9, N 6, p. 563—573. — Leppard G. G., Colvin J. R. Nascent cellulose fibrils in green plants. — J. Microscopy, 1978, vol. 113, N 2, p. 181—187. — Monro J. A., Penny D., Bailey R. W. The organization and growth of primary cell walls of lupin hypocotyl. — Phytochemistry, 1976, vol. 15, N 8, p. 1193—1198. — Montezinos D., Brown R. M. Surface architecture of the plant cell: biogenesis of the cell wall, with special emphasis on the role of the plasma membrane in cellulose biosynthesis. — J. Supramol. Struct., 1976, vol. 5, N 3, p. 277—290. — Montezinos D., Brown R. M. Cell wall biogenesis in *Oocystis*: experimental alteration of microfibril assembly and orientation. — Cytobios, 1978, vol. 23, N 90, p. 119—139. — Mueller S. C., Brown R. M. Evidence for an intramembrane component associated with a cellulose microfibril-synthesizing complex in higher plants. — J. Cell Biol., 1980, vol. 84, N 2, p. 315—326. — Mueller S. C., Brown R. M. The control of cellulose microfibril deposition in the cell wall of higher plants. 2. Freeze-fracture microfibril patterns in maize seedling tissue following experimental alteration with colchicine and ethylene. — Planta, 1982, vol. 154, N 6, p. 501—

515. — *Mühlethaler K.* The fine structure of cellulose microfibril. — In: Cellular ultrastructure of woody plants. Syracuse: Acad. Press, 1965, p. 191—198. — *Mühlethaler K.* Ultrastructure and formation of plant cell walls. — Ann. Rev. Plant Physiol., 1967, vol. 18, p. 1—24. — *Northcote D. H.* Macromolecular aspects of cell wall differentiation. — In: Encycl. plant physiol. Berlin: Springer Verl., 1982, vol. 14A, p. 637—657. — *Pluymaekers H. J.* Morphology and arrangement of microfibrils in cell walls of root hairs. — In: Proc. cell wall meeting. Nijmegen, 1978, p. 27—28. — *Preston R. D.* Structural and mechanical aspects of plant cell walls with particular reference to synthesis and growth. — In: The formation of wood in forest trees. Syracuse: Acad. Press, 1964, p. 169—188. — *Preston R. D.* Plant cell walls. — In: Dynamic aspects of plant ultrastructure. London: McGraw-Hill, 1974a, p. 256—309. — *Preston R. D.* The physical biology of plant cell walls. London: Chapman, Hall, 1974b. 491 p. — *Preston R. D.* Polysaccharide conformation and cell wall function. — Ann. Rev. Plant Physiol., 1979, vol. 30, p. 55—70. — *Quader H., Robinson D. G.* *Oocystis solitaria*: a model organism for understanding the organization of cellulose synthesis. — Ber. Dtsch. Bot. Ges., 1981, vol. 94, N 1/2, p. 75—84. — *Quader H., Robinson D. G., Kempen R., van.* Cell wall development in *Oocystis solitaria* in the presence of polysaccharide binding dyes. — Planta, 1983, vol. 157, N 4, p. 317—323. — *Robinson D. G.* Plant cell wall synthesis. — Adv. Bot. Res., 1977, vol. 5, p. 89—151. — *Robinson D. G., Preston R. D.* Plasmalemma structure in relation to microfibril biosynthesis in *Oocystis*. — Planta, 1972, vol. 104, N 3, p. 234—246. — *Robinson D. G., Quader H.* Structure, synthesis, and orientation of microfibrils. IX. A freeze-fracture investigation of the *Oocystis* plasma membrane after inhibitor treatments. — Eur. J. Cell Biol., 1981, vol. 25, N 2, p. 278—288. — *Roland J.-C., Vian B.* The wall of the growing plant cell: its three-dimensional organization. — Int. Rev. Cytol., 1979, vol. 61, p. 129—167. — *Schnepf E., Deichgräber G.* Structure and formation of fibrillar mucilages in seed epidermis cells. 1. *Collomia grandiflora* (*Polemoniaceae*). — Protoplasma, 1983a, vol. 114, N 3, p. 210—221. — *Schnepf E., Deichgräber G.* Structure and formation of fibrillar mucilages in seed epidermis cells. 2. *Ruellia* (*Acanthaceae*). — Protoplasma, 1983b, vol. 114, N 3, p. 222—234. — *Schnepf E., Deichgräber G., Herth W.* Development of cell wall appendages in *Acantosphaera zachariasi* (*Chlorococcales*): kinetics, site of cellulose synthesis and of microfibril assembly and barb formation. — Protoplasma, 1982, vol. 110, N 3, p. 203—214. — *Sinner M., Parameswaran N., Yamazaki N. e. a.* Specific enzymatic degradation of polysaccharides in delignified wood cell walls. — Appl. Polymer Symp., 1976, N 28, p. 993—1024. — *Stamm A. J., Smith W. E.* Laminar sorption and swelling theory for wood and cellulose. — Wood Sci. Technol., 1969, vol. 3, N 4, p. 301—323. — *Wada M., Staehelin L. A.* Freeze-fracture observations on the plasma membrane, the cell wall and the cuticle of growing protonemata of *Adiantum capillus-veneris*. — Planta, 1981, vol. 151, N 5, p. 462—468. — *Wardrop A. B., Wolter-Arts M., Sassen M. M. A.* Changes in microfibril orientation in the wall of elongating plant cells. — Acta Bot. Neerl., 1979, vol. 28, N 4/5, p. 343—333. — *Willison J. H. M.* An examination of the relationship between freeze-fractured plasmalemma and cell-wall microfibrils. — Protoplasma, 1976, vol. 88, N 2—4, p. 187—200. — *Willison J. H. M., Brown R. M.* An examination of the developing cotton fiber: wall and plasmalemma. — Protoplasma, 1977, vol. 92, N 1—2, p. 21—41. — *Willison J. H. M., Brown R. M.* Cell wall structure and deposition in *Glaucocystis*. — J. Cell Biol., 1978, vol. 77, N 1, p. 103—119. — *Willison J. H. M., Brown R. M., Mueller S. C.* A critical examination of the electron microscopical evidence for swollen hydrated cellulose fibrils in green plants. — J. Microscopy, 1980, vol. 118, N 2, p. 177—186. — *Zaar K.* The biogenesis of cellulose by *Acetobacter xylinum*. — Cytobiologie, 1977, vol. 16, N 1, p. 1—15.

Ботанический институт им. В. Л. Комарова АН СССР,
Ленинград.

Получено 25 I 1984.

S U M M A R Y

In the review the conclusion is drawn that only the term microfibril is adequate to designate the structural unit of cellulose in the intact cell wall. The cross sectional dimension of crystalline part in microfibril varies in the primary wall usually within the limits of 1.5—3 nm, in secondary wall — 2—4 nm in higher plants. Lateral aggregation of microfibrils into larger units does not occur. Cellulose microfibrils are synthesized on the outer surface of the plasmalemma obviously by the so-called terminal complexes of three types. The formation, crystallization and orientation of microfibrils occur simultaneously and are controlled by the cell. The microtubules are not directly involved in the control of microfibril orientation.

УДК 539.22 : 584.454 : 582.6/9

Ю. В. Гамалей, М. В. Пахомова

МЕЛКИЕ ЖИЛКИ ЛИСТА ДВУДОЛЬНЫХ. III. СТРУКТУРА, ФУНКЦИИ, ЭВОЛЮЦИЯ

Yu. V. G A M A L E Y, M. V. P A K H O M O V A. MINOR VEINS OF DICOTYLEDONOUS LEAF.
III. STRUCTURE, FUNCTIONS, EVOLUTION

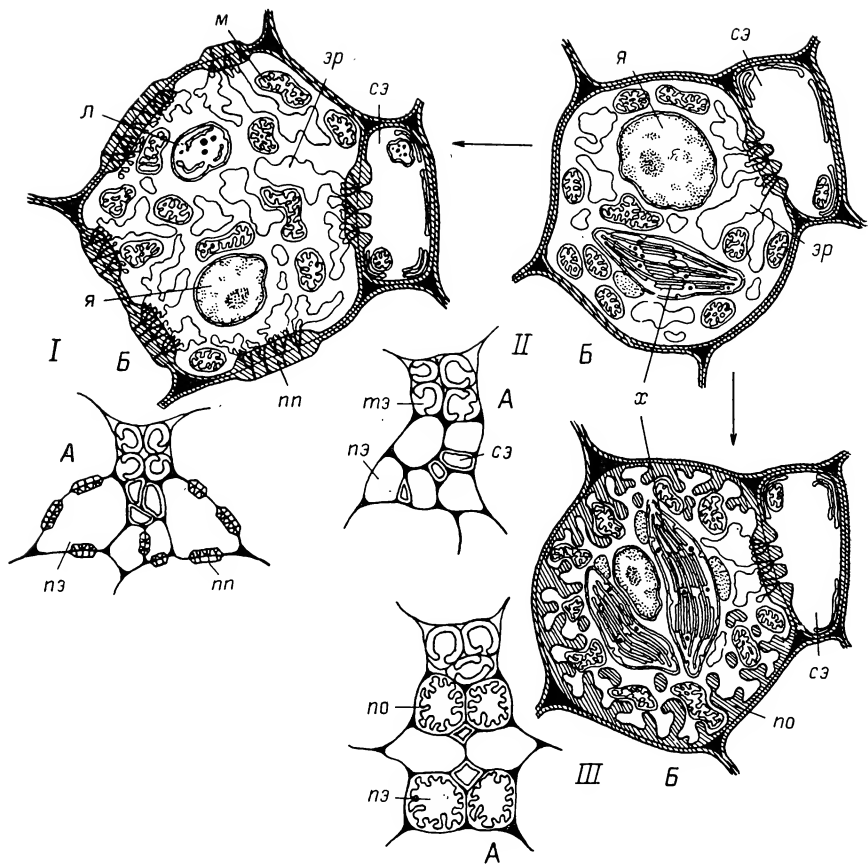
Сопоставлено распределение двудольных по типам структуры паренхимных клеток мелких жилок и транспортным формам сахаров флоэмы. Обнаружено, что растения, имеющие плазмодесменные поля на границе пучков с мезофиллом, используют в качестве транспортных соединений олигосахариды рафинозной группы. Растения, не имеющие плазмодесм в этой зоне, транспортируют углеводы по флоэме в виде сахарозы. Сделано заключение, что транспорт олигосахаридов возможен только по плазмодесмам. У первой группы растений механизм загрузки флоэмы сахарами комбинированный, с преобладанием симпластического, у второй — апопластического. Симпластический механизм загрузки позволяет использовать в качестве транспортной формы более высокоуглеродистые соединения (олигосахариды), что создает дополнительный резерв для интенсификации дальнего (осевого) транспорта. Апопластический механизм загрузки с использованием сахарозы в качестве транспортного соединения имеет большие резервы интенсификации ближнего (радиального) транспорта и может обеспечить более высокую мобильность транспортных потоков во флоэме. Предполагается, что специализация паренхимных клеток мелких жилок в ходе эволюции шла в обоих направлениях, и это привело к появлению у одних растений секреторных клеток с мощными плазмодесменными полями, у других — с сетью протуберанцев оболочки. Среди растений первой группы преобладают древесные виды, в эволюции которых более остро стояли проблемы дальнего транспорта углеводов, среди растений второй группы — травянистые, для которых лимитирующими были процессы ближнего транспорта. Аналогичные структурные и биохимические данные получены для голосеменных и однодольных растений.

Мелкие жилки листа по характеру функционирования представляют собой специализированную часть проводящей системы — зону загрузки флоэмы и разгрузки ксилемы. Преобладающее направление транспортных потоков в этой зоне — радиальное, через паренхимные элементы пучка. Загрузка флоэмы продуктами фотосинтеза близка по сущности к секреции веществ, это энергозависимый и направленный процесс, обеспечиваемый в значительной мере за счет метаболизма специализированных (собирательных или секреторных) паренхимных клеток. С этой функциональной спецификой мелких жилок связаны особенности их клеточного состава (доминирование паренхимных элементов) и многие ультраструктурные характеристики.

В двух наших предыдущих работах (Гамалей, Пахомова, 1983а, б) опубликованы результаты изучения структуры мелких жилок листа у представителей 50 семейств двудольных. На основании анатомических и цитологических различий выделены три типа мелких жилок (см. рисунок). Ведущие диагностические признаки типов относятся к структуре паренхимных клеток пучков.

I тип. Оболочка паренхимных клеток пронизана множеством плазмодесм, сгруппированных в виде локальных плазмодесменных полей. Общая численность плазмодесм на клетку — 15—20 тыс. (по-видимому, максимальная для растительных клеток). Плазмодесменные поля расположены на всех стенках оболочки и обращены к клеткам хлоренхимы, соседним паренхимным клеткам пучка, ситовидным элементам. Паренхимные клетки этого типа относятся к гетеротрофной ткани листа: их пластыды — лейкопласты.

II тип. Оболочка паренхимных элементов гладкая, без плазмодесм (кроме стенки, обращенной к ситовидным элементам). Клетки относятся



Типы структуры мелких жилок листа двудольных и их паренхимных клеток.

Типы жилок (А) различаются расположением внутри пучков трахеальных, ситовидных и паренхимных элементов; типы паренхимных клеток (Б) — особенностями структуры клеточной оболочки и пластид. I тип — паренхимные клетки располагаются по краям пучка с абаксиальной стороны его, их оболочка имеет плазмодесменные поля, пластиды — лейкопласты; II тип — паренхимные клетки располагаются диффузно, их оболочка гладкая, без плазмодесм, пластиды — хлоропласты; III тип — паренхимные клетки располагаются двумя отдельными группами в центре и на абаксиальной стороне пучка, их оболочка без плазмодесм, снаружи гладкая, на внутренней стороне имеет анастомозную сеть протуберанцев, пластиды — хлоропласты. Стрелками показаны предполагаемые эволюционные взаимосвязи типов жилок. тз — трахеальный элемент, сз — ситовидный элемент, пз — паренхимный элемент, л — лейкопласт, х — хлоропласт, м — митохондрия, по — протуберанец оболочки, пп — плазмодесменное поле, зр — эндоплазматический ретикулум, я — ядро.

к автотрофной ткани: их пластиды — агранальные или примитивные гранальные хлоропласты.

III тип. Оболочка паренхимных клеток также не имеет плазмодесм, но гладкая только снаружи, внутри клетки у нее густая сеть протуберанцев, многократно увеличивающих поверхность плазмалеммы. Клетки относятся к автотрофной ткани: их пластиды — типичные гранальные хлоропласты, не отличающиеся по структуре от хлоропластов мезофилла.

Полный перечень анатомических и ультраструктурных признаков типов приведен в предыдущих статьях (Гамалей, Пахомова, 1983а, б).

Анализ распределения типов мелких жилок среди двудольных обнаружил их связь с систематическим положением растений: два противоположных по структуре типа (I и III) чаще встречаются среди групп растений, расположенных в верхней части системы цветковых растений, промежуточный тип (II) более распространен среди таксонов, расположенных ближе к ее основанию. Данные по типам жилок накладывались на систему А. Л. Тахтаджяна (Takhtajan, 1980). Установлена связь типов с жизненными формами растений: I тип оказался характерен для деревьев, II и III — для трав.

Целью данной работы являются сопоставление структурных данных с биохимическими сведениями о транспортных формах сахаров у двудольных (Zieg-

ler, 1975; Zimmermann, Ziegler, 1975) и физиологическими данными о механизмах загрузки флоэмы сахарами (Geiger, 1975; Курсанов, 1976; Giaquinta, 1983), а также обсуждение филогенетического значения комплекса этих признаков.

Материал и методы

Методики световой и электронной микроскопии, использованные при изучении структуры мелких жилок листа, подробно изложены в первом сообщении (Гамалей, Пахомова, 1983а). К списку объектов исследований, опубликованному во втором сообщении (Гамалей, Пахомова, 1983б), добавлено по несколько видов из семейств *Zygophyllaceae*, *Myrtaceae*, *Verbenaceae*, *Solanaceae*.

Результаты и обсуждение

Основная функция паренхимных клеток мелких жилок — аккумуляция продуктов фотосинтеза и преобразование их в углеводы, транспортируемые по флоэме, поэтому естественно попытаться сопоставить по таксонам структурные типы мелких жилок и транспортные формы сахаров флоэмы. М. Zimmermann и Н. Ziegler (1975) опубликовали список встречаемости разных транспортных форм сахаров у 500 видов, относящихся к 100 семействам двудольных. Согласно этим данным, сахара, транспортируемые по флоэме, делятся на три группы: сахароза, олигосахариды рафинозной группы (рафиноза, стахиоза, вербаскоза, аюгоза), многоатомные сахароспирты (маннит, сорбит, дульцит, арабит, миоинозит). Сахароза является доминирующей транспортной формой у большинства растений; олигосахариды как сопутствующие транспортные соединения имеют также довольно широкое распространение; сахароспирты, особенно нециклические, представлены во флоэмном экссудате очень малыми концентрациями, к тому же они встречаются у сравнительно небольшой группы растений (виды семейств *Combretaceae*, *Rosaceae*, *Oleaceae*: Ziegler, 1975). Сравнение списка распределения двудольных по типам мелких жилок (Гамалей, Пахомова, 1983б) со списком Zimmermann и Ziegler оказалось чрезвычайно полезным. Выяснилось, что растения с жилками I типа используют в качестве транспортных соединений наряду с сахарозой олигосахариды рафинозной группы (см. таблицу), причем у растений с наиболее ярко выраженным I типом (виды семейств *Cucurbitaceae*, *Oleaceae*, *Lamiaceae*, *Verbenaceae*, *Vitaceae*) количество олигосахаридов во флоэмном экссудате значительно превышает содержание сахарозы (King, Zeveaart, 1974; Ziegler, 1975). Циклический миоинозит, образующийся в ходе реакций галактозилирования олигосахаридов рафинозного ряда, также свойствен растениям с жилками I типа. У растений с жилками II и III типов сахароза является единственной транспортной формой углеводов (см. таблицу). Ни в одной группе не было найдено растений, которые составили бы исключение из этого правила. Корреляция структуры жилок с транспортными формами сахаров позволяет при расширении таксономических исследований для диагностики типов пользоваться биохимическими данными наравне со структурными.

Найденная зависимость между структурой жилок и транспортными формами сахаров позволяет ответить на некоторые вопросы функционального значения. Олигосахариды, как и сахароза, синтезируются в клетках ассимиляционной ткани (Imhoff, 1970; Ziegler, 1975; Hendrix, 1977; Madore, Webb, 1981), но во флоэмном экссудате обнаруживаются только у растений с I типом жилок, отличающихся от жилок II и III типов наличием плазмодесм в паренхимных клетках. Следовательно, именно наличие плазмодесм на границе мезофилла и пучка является обязательным условием для возможности использования олигосахаридов рафинозной группы в качестве транспортных соединений. Если растения с I типом жилок (левая группа в таблице) выстроить в ряд по численности плазмодесм в паренхимных клетках (согласно нашим данным) и по содержанию олигосахаридов в экссудате (по биохимическим работам), то выясняется, что эти ряды совпадают, т. е. существует прямая зависимость: чем больше плазмодесм в паренхимных клетках, тем выше содержание олигосахаридов во флоэме.

Трансмембранный перенос олигосахаридов в отличие от сахарозы считается маловероятным (Ziegler, 1975; Giaquinta, 1983). Реальность их транспорта по

Семейство	Тип жилок	Семейство	Тип жилок
Олигосахариды, сахароза		Сахароза	
<i>Aceraceae</i>	I	<i>Anacardiaceae</i>	
<i>Apocynaceae</i>	I	<i>Annonaceae</i>	
<i>Aquifoliaceae</i>	I	<i>Araliaceae</i>	
<i>Berberidaceae</i>	I	<i>Asteraceae</i>	III
<i>Betulaceae</i>	I	<i>Bombacaceae</i>	
<i>Bignoniaceae</i>	I	<i>Boraginaceae</i>	III
<i>Buddleiaceae</i>		<i>Burseraceae</i>	
<i>Buxaceae</i>	I	<i>Caesalpiniaceae</i>	III (II)
<i>Calycanthaceae</i>		<i>Casuarinaceae</i>	
<i>Caprifoliaceae</i>	I	<i>Cistaceae</i>	III **
<i>Celastraceae</i>		<i>Cneoraceae</i>	
<i>Cercidiphyllaceae</i>		<i>Dilleniaceae</i>	
<i>Clethraceae</i>		<i>Fabaceae</i>	III (II)
<i>Combretaceae</i>		<i>Fagaceae</i>	II
<i>Coriariaceae</i>		<i>Flacourtiaceae</i>	
<i>Cornaceae</i>		<i>Elaeagnaceae</i>	
<i>Cucurbitaceae</i> *	I	<i>Euphorbiaceae</i>	II
<i>Ericaceae</i>	I	<i>Hernandiaceae</i>	
<i>Hamamelidaceae</i>		<i>Hippocastanaceae</i>	III **
<i>Juglandaceae</i>	I	<i>Hypericaceae</i>	
<i>Lamiaceae</i>	I	<i>Lauraceae</i>	II
<i>Lardizabalaceae</i>		<i>Lecythidaceae</i>	
<i>Lythraceae</i>		<i>Malvaceae</i>	II
<i>Magnoliaceae</i>	I	<i>Meliaceae</i>	
<i>Moraceae</i>	I	<i>Melanthaceae</i>	
<i>Myrtaceae</i>	I	<i>Mimosaceae</i>	III (II)
<i>Oleaceae</i>	I	<i>Monimiaceae</i>	
<i>Onagraceae</i>	I	<i>Moringaceae</i>	
<i>Papaveraceae</i>	I	<i>Myrsinaceae</i>	
<i>Platanaceae</i>	I	<i>Nyctaginaceae</i>	
<i>Punicaceae</i>		<i>Nyssaceae</i>	
<i>Salicaceae</i>	I	<i>Oxalidaceae</i>	
<i>Styracaceae</i>		<i>Pittosporaceae</i>	
<i>Tiliaceae</i>	I	<i>Polygonaceae</i>	
<i>Ulmaceae</i>	I	<i>Proteaceae</i>	
<i>Verbenaceae</i>	I	<i>Rhamnaceae</i>	
<i>Vitaceae</i>	I	<i>Rosaceae</i>	II
		<i>Rubiaceae</i>	III (II) **
		<i>Santalaceae</i>	
		<i>Sapindaceae</i>	
		<i>Sapotaceae</i>	
		<i>Saxifragaceae</i>	
		<i>Simarubaceae</i>	
		<i>Solanaceae</i>	II (III)
		<i>Sterculiaceae</i>	
		<i>Tamaricaceae</i>	III (II)
		<i>Thymeleaceae</i>	
		<i>Zygophyllaceae</i>	II

Примечание. Звездочками обозначены дополнительные литературные источники: одной — Н. А. Приступа (1959), двумя — J. Pate, B. Gunning (1969).

плазмодесмам, наоборот, не вызывает сомнений. Данные о пропускной способности плазмодесм, полученные с помощью флюоресцентных красителей, связанных с соединениями разного молекулярного веса (Goodwin, 1983), показывают, что предельный размер молекул, способных передвигаться по плазмодесмам, около 1000 Д, а диаметр пропускного канала плазмодесм — 3—5 нм, что соответствует диаметру их десмотрубочки. Из этого следует, что олигосахариды, как и все другие виды сахаров, должны легко транспортироваться по плазмодесмам в отличие от белков и нуклеиновых кислот.

Сопоставление структурных и биохимических данных по разным группам двудольных позволяет сделать следующие выводы функционального значения: 1) поступление олигосахаридов рафинозной группы в паренхимные клетки

пучков возможно только по плазмодесмам; 2) сахароза у растений первой группы (см. таблицу) может поступать в паренхимные клетки симпластически по плазмодесмам и из апопласта через плазмалемму; 3) у растений второй группы, не имеющих плазмодесм на границе пучка, она поглощается целиком из апопласта; 4) альтернатива между симпластическим и апопластическим механизмами загрузки сахаров во флоэму решается различно в разных группах сосудистых растений, у первой группы растений механизм загрузки комбинированный, с преобладанием в некоторых таксонах симпластического, у второй группы — только апопластический; 5) судя по равному развитию хондриома (митохондриального ретикулума) в паренхимных клетках обеих групп растений, процессы загрузки флоэмы у них сравнимы по энергоемкости, несмотря на различия состава транспортируемых сахаров и механизма их поглощения клеткой.

Различия паренхимных клеток, секретирующих сахарозу и более высокомолекулярные олигосахариды, по типу пластид, вероятно, связаны с тем, что в случае симпластической загрузки сахаров пластиды этих клеток не принимают существенного участия в клеточном метаболизме, они сохраняются в минимальном числе и на ювенильной ступени развития. При апопластическом механизме загрузки хлоропласты паренхимных клеток участвуют в фотосинтезе и фотодыхании, создавая дополнительный источник энергии для транспортных процессов. Этим может быть объяснена зависимость между уровнем структурного развития хлоропластов и разветвленностью сети протуберанцев оболочки (Гамалей, Пахомова, 1983б): чем больше поверхность плазмалеммы, тем интенсивнее поглощение сахаров клеткой и выше энергетические затраты на транспорт.

Жилки II и III типов не различаются ни транспортной формой сахаров, ни механизмом их загрузки, ни типом пластид паренхимных клеток. Лежащее в основе их разграничения различие по наличию (или отсутствию) протуберанцев оболочки в паренхимных клетках следует рассматривать как влияющее только на количественные аспекты загрузки флоэмы. Клетки с протуберанцами, характерные для жилок III типа, более высоко специализированы в отношении поглощения сахарозы из апопласта, так как увеличение поверхности плазмалеммы позволяет повысить пропускную способность клеток за счет амплификации каналов трансмембранного переноса. Но различие это количественное, не касающееся самого механизма поглощения сахарозы клетками. Вполне вероятно, что этот признак и генетически задан нестрого. У некоторых растений, в норме не имеющих протуберанцев в паренхимных клетках жилок, их образование удается инициировать экспериментально, изменив соотношение экологических факторов (Gunning, Pate, 1974).

Наши наблюдения о специфичности жилок I типа для древесных растений (Гамалей, Пахомова, 1983б) находят подтверждение в биохимических работах: олигосахариды как флоэмные транспортные соединения также свойственны главным образом видам с древесным габитусом (Zimmermann, 1957; Ziegler, 1975; Курсанов, 1976). Интерпретация этого факта биохимиками такова: олигосахариды рафинозного ряда являются галактозидами сахарозы, их галактозные группы через галактинол или миоинозит вовлекаются в синтез предшественников полисахаридов клеточной оболочки (пектинов и гемицеллюлоз), а потребность в них у древесных растений должна быть выше. Но разница между травами и деревьями в этом отношении может быть только количественной, поэтому такое объяснение кажется логичным, но не исчерпывающим. Кроме того, галактоза или галактинол могут синтезироваться на основе сахарозы и в самих зонах потребления — меристемах. В качестве другого обоснования большей рациональности транспорта углеводов в виде олигосахаридов обращается внимание на их более высокую насыщенность углеродом и, следовательно, большую компактность как транспортных соединений, что может иметь значение для повышения пропускной способности флоэмы (Курсанов, 1976). Может ли это быть важным для древесных растений в большей мере, чем для травянистых? Вероятно, да: путь углеводов от мест синтеза к местам потребления у них гораздо более длинный и потребность в интенсификации транспорта за счет его уплотнения может быть более острой. Но следует заметить, что среди растений, использующих преимущественно олигосахариды в качестве

транспортных соединений, есть группы, которые невозможно отнести к типично древесным растениям (виды семейств *Paraveraceae*, *Cucurbitaceae*, *Onagraceae*, *Lamiaceae*). Для видов сем. *Cucurbitaceae* в принципе допустимо то же объяснение, что и для древесных растений, — это, хотя и травянистые, но лианы, с большой протяженностью флоэчного транспорта. Для видов семейств *Paraveraceae*, *Onagraceae*, *Lamiaceae*, по-видимому, надо искать другое объяснение использования олигосахаридов в качестве флоэмных транспортных соединений. Жилки II и III типов одинаково широко распространены среди травянистых растений, использующих в качестве транспортных соединений главным образом сахарозу. Это еще одно подтверждение меньшей значимости различий между II и III типами.

У голосеменных и однодольных система жилкования листа иная, мелких жилок такой структуры, как у двудольных, у них нет. Но клетки, осуществляющие перенос ассимилятов из хлоренхимы во флоэму, есть, и структура их сравнима со структурой паренхимных клеток мелких жилок двудольных. Клетки Страсбургера голосеменных являются гетеротрофными и имеют плазмодесменные поля (Carde, 1974), т. е. сходны с паренхимными клетками жилок I типа. Для флоэмы голосеменных, как показывают биохимические данные (Rast e. a., 1963), тоже свойственно высокое содержание в экссудате олигосахаридов, особенно рафинозы. У однодольных паренхимные клетки пучков автотрофные, без плазмодезм. У одних групп (*Alismataceae*: наши наблюдения; *Poaceae*: Singh, Srivastava, 1972; Evert, 1980) оболочка клеток гладкая, без протуберанцев, у других (*Alliaceae*: наши наблюдения) сеть протуберанцев хорошо развита. Структурная аналогия с паренхимными клетками II или III типов жилок двудольных несомненная, и углеводы флоэмы у однодольных представлены почти исключительно сахарозой (*Poaceae*: Hartt e. a., 1963). Таким образом, расширяя таблицу, голосеменные следовало бы включить в левую группу, однодольные — в правую. Очевидно, жизненная форма и у этих растений оказывает влияние на особенности структуры проводящих пучков листа в зоне их загрузки и доминирование той или иной транспортной формы сахаров во флоэме.

Судя по тому, что I и III типы жилок чаще встречаются в верхней части системы цветковых растений, а II более свойствен таксонам, расположенным у ее основания, естественно предполагать, что исходным, менее специализированным был II тип и специализация паренхимных клеток жилок в секрети сахаров шла в двух направлениях. В одном случае это привело к формированию в клетках мощных плазмодесменных контактов, к интенсификации симпластического транспорта и использованию олигосахаридов рафинозной группы в качестве флоэмных транспортных соединений (I тип), в другом — к увеличению за счет протуберанцев поверхности клеточной мембраны и повышению способности клеток поглощать сахарозу из апопласта (III тип); использование олигосахаридов для флоэмного транспорта в последнем случае исключалось из-за невозможности их переноса через мембрану.

Транспорт углеводов в виде более высокоуглеродистых и, следовательно, более компактных, чем сахароза, олигосахаридов создает дополнительные резервы для интенсификации дальнего (осевого) транспорта и увеличения пропускной способности флоэмы в целом. Апопластический механизм поглощения (и выделения) сахарозы проводящими пучками, наоборот, представляет большие резервы для интенсификации процессов ближнего (радиального) транспорта и может обеспечить большую мобильность транспортных потоков во флоэме. Выбор того или иного из двух возможных эволюционных направлений связан со спецификой функционирования проводящей системы у древесных и травянистых растений. Проводящая система древесных растений характеризуется передвижением веществ на большие расстояния при относительно стабильных направлениях транспорта. В их эволюции лимитирующими функционирование флоэмы, вероятно, должны были быть проблемы дальнего транспорта, и структура паренхимных клеток развивалась в направлении усиления плазмодесменных связей и перехода на симпластический механизм загрузки сахаров. У трав малые расстояния переноса веществ сочетаются с высокой мобильностью транспортных потоков. В их эволюции острее должны

были стоять проблемы регуляции ближнего транспорта, развитие структуры паренхимных клеток шло по пути совершенствования апопластического механизма загрузки.

II тип жилок легче представить исходным для III, так как структурные и функциональные различия между ними непринципиальные и оба типа одинаково широко распространены среди травянистых растений. Выведение I типа из II более проблематично: положительным аргументом является наличие редких плазмодесм (и небольшой примеси олигосахаридов во флоэмном экссудате) у многих растений с II типом жилок; отрицательным — распространение I типа среди магнолиевых и сходство паренхимных клеток этого типа с клетками Страсбургера голосеменных. Вопрос об эволюционных отношениях типов жилок закономерно ставить и решать вместе с вопросами о происхождении разных транспортных форм сахаров и об эволюционных взаимосвязях древесной и травянистой жизненных форм растений.

Авторы пользуются случаем выразить свою глубокую признательность А. Л. Курсанову, чьи научные труды оказали большое влияние на предложенную в статье функциональную интерпретацию структурных данных.

ЛИТЕРАТУРА

- Гамалей Ю. В., Пахомова М. В. Мелкие жилки листа двудольных. I. Структура и основы типологии. — Бот. журн., 1983а, т. 68, № 3, с. 287—301. — Гамалей Ю. В., Пахомова М. В. Мелкие жилки листа двудольных. II. Таксономическое распределение основных типов. — Бот. журн., 1983б, т. 68, № 4, с. 428—440. — Курсанов А. Л. Транспорт ассимилятов в растениях. М.: Наука, 1976. 645 с. — Пристыва Н. А. О транспортной форме углеводов в растениях тыквы. — Физиол. раст., 1959, т. 6, № 1, с. 30—35. — Carde J.-P. Le tissu de transfert (cellules de Strasburger) dans les aiguilles du pin maritime (*Pinus pinaster* Ait.). II. Caractères cytochimiques et infrastructuraux de la paroi et des plasmodesmes. — J. Microscopie, 1974, vol. 20, N 1, p. 51—72. — Evert R. F. Vascular anatomy of angiospermous leaves with special consideration of maize leaf. — Ber. Deutsch. Bot. Ges., 1980, Bd 93, N 1, S. 43—55. — Geiger D. R. Phloem loading. — In: Transport in plants. Berlin: Springer, 1975, vol. 1, p. 395—425. — Giaquinta R. T. Phloem loading of sucrose. — Ann. Rev. Plant Physiol., 1983, vol. 34, p. 347—387. — Goodwin P. B. Molecular size limit for movement in the symplast of the *Eloëa* leaf. — Planta, 1983, vol. 157, N 2, p. 124—130. — Gunning B. E. S., Pate J. S. Transfer cells. — In: Dynamic aspects of plant ultrastructure. London: McGraw Hill, 1974, p. 441—480. — Hartt C. E., Kortschak H. P., Forbes A. J., Burr G. O. Translocation of ^{14}C in sugarcane. — Plant Physiol., 1963, vol. 38, N 3, p. 305—318. — Hendrix J. E. Phloem loading in squash. — Plant Physiol., 1977, vol. 60, N 6, p. 567—569. — Imhoff V. P. Phytophysiology cellulaire. Identification d'inositol et de galactinol dans les chloroplastes de *Lolium italicum*. — C. R. Acad. sci. Paris, 1970, t. 270, p. 2441—2443. — King R. W., Zeevaert J. A. D. Enhancement of phloem exudation from cut petioles by chelating agents. — Plant Physiol., 1974, vol. 53, N 1, p. 96—103. — Madore M., Webb J. A. Leaf free space analysis and vein loading in *Cucurbita pepo*. — Can. J. Bot., 1981, vol. 59, N 10, p. 2550—2557. — Pate J. S., Gunning B. E. S. Vascular transfer cells in angiosperm leaves. A taxonomic and morphological survey. — Protoplasma, 1969, vol. 68, N 2, p. 135—156. — Rast D., McInnes A. G., Neish A. C. Synthesis of raffinose in spruce twigs. — Can. J. Bot., 1963, vol. 41, N 10, p. 1681—1686. — Singh A. P., Srivastava L. M. The fine structure of corn phloem. — Can. J. Bot., 1972, vol. 50, N 4, p. 839—846. — Takhtajan A. L. Outline of the classification of flowering plants (*Magnoliophyta*). — Bot. Rev., 1980, vol. 46, N 3, p. 225—359. — Ziegler H. Nature of transported substances. — In: Transport in plants. Berlin: Springer, 1975, vol. 1, p. 59—100. — Zimmermann M. H. Translocation of organic substances in trees. I. The nature of the sugars in the sieve-tube exudate of trees. — Plant Physiol., 1957, vol. 32, N 2, p. 288—291. — Zimmermann M. H., Ziegler H. List of sugars and sugar alcohols in sieve-tube exudates. — In: Transport in plants. Berlin: Springer, 1975, vol. 1, p. 480—505.

Ботанический институт им. В. Л. Комарова АН СССР,
Ленинград.

Получено 22 XII 1983.

S U M M A R Y

The lists of distribution of the dicotyledons according to structural types of minor veins and to sugar transport forms are compared. It is found that the species with plasmodesmatal fields situated at the vein-mesophyll interface use oligosaccharides as well as sucrose for the phloem carbohydrate transport. The species lacking plasmodesmata have only sucrose as phloem transport sugar. It is concluded that the transport of oligosaccharides may occur solely through plasmodesmata. The first group of plants has symplastic way of phloem loading, the second group

has apoplastic one. The oligosaccharides used for symplastic loading are energetically more efficient and the concentration of carbon in them is higher: they can form complementary reserve for the long-distant (axial) transport intensification. The sucrose used for apoplastic loading has reserves for the short-distant (radial) transport intensification and can provide higher level of lability of phloem transport. It is supposed that in the course of evolution the phloem parenchyma cells were specialized in both directions. This resulted in the formation of the two groups of plants; the plants of the first group acquired plasmodesmatal fields in the cells, and that of the second group have got cell wall protuberances. The trees are dominant plants of the first group, the problems of long-distant transport being more actual for their evolution. The herbs represent the second group; the processes of short-distant transport were a limiting factor for their evolution. Similar structural and biochemical data have also been obtained for gymnosperms and monocotyledons.

УДК 581.11 (571.651.8)

В. М. Свешникова

О ВОДНОМ РЕЖИМЕ РАСТЕНИЙ ОСТРОВА ВРАНГЕЛЯ

V. M. S V E S H N I K O V A. ON THE WATER REGIME OF THE PLANTS OF THE WRANGEL ISLAND

Впервые измерены осмотическое давление, сосущая сила, скорость потери водного запаса листьями 48 наиболее обычных видов кустарниково-травянистого яруса кустарниково-моховой арктической тундры. Растения реагируют по-разному на микроварианты местообитаний с характерными для них комбинациями увлажнения и температуры почвы, что выражается в заметной дифференциации между видами в уровне сосущей силы, осмотического давления и диапазона отклонений этих показателей.

Известно, что в Арктике условия существования растений необычайно суровы и жизнестойкость арктических растений высока. До сих пор эколого-физиологические исследования проводили и проводят в Арктике в ограниченных размерах. Вместе с тем изучение жизненных процессов у растений естественных сообществ, в первую очередь эдификаторов, очень важно, так как раскрывает основу их адаптации к крайним условиям (Тихомиров, 1963). Возможность исследований одной из главных функций жизнедеятельности растений, а именно водного режима у растений о. Врангеля, представляется весьма интересной.

Для о. Врангеля весьма типичны как горная, так и береговая тундры. Для последней обычен равнинный рельеф, главным образом плоскобугристый и расчлененный небольшими ручьями. Различная степень размыва, дефляции и заболоченности придает большую пестроту растительному покрову, который Б. Н. Городков (1958) классифицировал как кустарниково-моховые полигональные пустыни.

По современным представлениям (Александрова, 1977), о. Врангеля относится к подобласти арктических тундр. Для него весьма характерны узкие равнинные участки, растительность которых представлена осоково-моховыми и кустарниково-моховыми тундрами. Кустарниково-травянистый ярус составляют *Carex lugens*, *Alopecurus alpinus*, *Festuca brevifolia*, *Claytonia arctica*, *Astragalus alpinus*, *A. umbellatus*, *Lagotis minor*, *Minuartia macrocarpa*, *Nardosmia frigida*, *Papaver radiculatum*, *Potentilla emarginata*, *Salix polaris*, *Saxifraga hirculus*, *Senecio atropurpureus* и др. Все эти и ряд других видов являлись объектами нашего исследования в июле—августе 1972 г. в районе пос. Ушаковского (бухта Роджерса, 72° с. ш.).

Суждение о некоторых основных чертах водного баланса растений арктической тундры может быть составлено на основании полученных нами данных об осмотическом давлении, сосущей силе и о размерах потерь водного запаса листьями при наступлении завядания у 48 наиболее часто встречающихся видов.

Для анализа особенностей растений любой территории исследование осмотического давления представляет интерес в связи с вопросами устойчивости к недостатку влаги в почве, а также к низким или высоким температурам почвы и воздуха (Свешникова, 1956, 1962). Известно, что межвидовые различия по этому показателю водного режима тем более велики, чем резче выражено воздействие тех или иных ведущих внешних факторов; малый размах колебаний осмотического давления у видов, составляющих определенные сообщества, говорит о достаточной выровненности условий их существования (Свешникова, Заленский, 1956; Свешникова, 1962; Свешникова, Измайлова, 1977).

ТАБЛИЦА 1

Осмотическое давление и сосущая сила (атм) у растений о. Врангеля

Вид	Осмотическое давление		Сосущая сила	
	первая половина июля	середина августа	первая половина июля	середина августа
<i>Astragalus alpinus</i>	27.9	43.9	10.5	17.5
<i>Cassiope tetragona</i>	—	43.9	—	—
<i>Salix reptans</i>	31.8	42.2	14.8	19.8
<i>S. phlebophylla</i>	28.6	40.4	—	—
<i>Myosotis asiatica</i>	25.5	39.6	—	—
<i>Lagotis minor</i>	29.5	38.6	5.3	13.0
<i>Poa arctica</i>	29.5	38.6	7.5	18.0
<i>Oxygraphis glacialis</i>	—	36.0	—	7.5
<i>Festuca brevissima</i>	—	36.0	—	18.0
<i>Senecio atropurpureus</i>	26.0	35.5	9.5	17.3
<i>Dryas octopetala</i>	30.0	35.5	—	16.2
<i>Salix polaris</i>	29.3	35.0	15.2	16.2
<i>Carex lugens</i>	31.2	34.2	5.0	14.5
<i>Alopecurus alpinus</i>	29.0	34.5	13.6	19.5
<i>Papaver radicum</i>	27.6	34.2	7.5	16.2
<i>Saxifraga hirculus</i>	25.5	34.8	13.7	20.8
<i>Carex misandra</i>	—	34.2	—	—
<i>Deschampsia caespitosa</i>	—	34.0	—	7.7
<i>Arctagrostis latifolia</i>	28.1	34.4	13.8	20.8
<i>Nardosmia frigida</i>	27.8	33.4	6.7	14.5
<i>Pedicularis verticillata</i>	28.1	33.6	—	—
<i>Festuca baffinensis</i>	—	32.4	—	18.0
<i>Artemisia glomerata</i>	28.1	32.9	—	14.5
<i>Minuartia macrocarpa</i>	27.2	31.9	8.3	19.8
<i>Potentilla emarginata</i>	29.1	31.9	9.7	17.4
<i>Ranunculus sulphureus</i>	—	31.7	—	4.0
<i>Eriophorum polystachyon</i>	30.3	31.5	—	—
<i>Astragalus umbellatus</i>	30.3	31.4	8.2	13.4
<i>Rumex arcticus</i>	—	31.8	—	5.3
<i>Saussurea tilesii</i>	25.2	31.1	7.4	15.7
<i>Oxytropis tschuktschorum</i>	—	30.8	—	21.8
<i>Luzula confusa</i>	—	30.6	—	—
<i>Saxifraga punctata</i>	27.3	30.7	—	3.7
<i>Valeriana capitata</i>	26.4	30.1	—	13.4
<i>Artemisia furcata</i>	—	30.0	—	13.0
<i>Salix glauca</i>	—	30.3	8.2	16.2
<i>Artemisia borealis</i>	25.5	29.5	10.2	12.8
<i>Parrya nudicaulis</i>	26.4	29.5	—	4.8
<i>Artemisia arctica</i>	24.8	29.2	—	14.5
<i>Saxifraga funstonii</i>	—	28.2	12.4	14.5
<i>Oxyria digyna</i>	25.8	27.6	—	—
<i>Polygonum bistorta</i>	25.0	27.6	—	—
<i>Saxifraga hieracifolia</i>	—	26.7	—	—
<i>Claytonia arctica</i>	22.4	25.2	—	—
<i>Rhodiola borealis</i>	—	25.2	13.8	18.8
<i>Androsace ochotensis</i>	—	15.4	—	15.4

Осмотическое давление, определенное криоскопическим методом, у растений о. Врангеля во время летней вегетации (от 12 VII до 15 VIII 1972) колебалось в пределах от 15.4 до 43.9 атм (табл. 1). Величины этого показателя водного режима достаточно высоки, преобладают значения 30—35 атм. Самый низкий уровень осмотического давления (22.4—25.2 атм) найден у *Claytonia arctica*, *Rhodiola borealis*, *Polygonum bistorta*, самый высокий (42.2 атм) — у *Cassiope tetragona*, *Salix reptans*.

Обращает на себя внимание возрастание величины осмотического давления к концу вегетационного периода (начиная с 15 VIII) на 9—16 атм у *S. phlebophylla*, *Astragalus alpinus*, *Myosotis asiatica*, *Lagotis minor*, *Senecio atropurpureus*, *Saxifraga hirculus*; у многих видов — на 4—6 атм (*Dryas octopetala*, *Salix polaris*, *Minuartia macrocarpa*, *Arctagrostis latifolia*, *Nardosmia frigida* и др.). Слабо повы-

шается осмотическое давление (на 2—3 атм) у растений, встречающихся в самых сырых местах (*Valeriana capitata*, *Saxifraga punctata*, *Claytonia arctica*, *Polygonum bistorta*, *Eriophorum polystachyon*).

Интересно рассмотреть, как проявляется влияние степени увлажненности местообитаний и их прогреваемости на уровень осмотического давления растений в условиях арктической тундры. Для широко распространенных видов, предпочитающих избыточно увлажненные места, — *Eriophorum polystachyon*, *Parrya nudicaulis*, *Saxifraga punctata*, *S. hieracifolia*, *Valeriana capitata*, *Saussurea tilesii*, *Oxyria digyna* — регистрируется самый низкий уровень осмотического давления (25.2—31.5 атм). У видов, также растущих в очень сырых местах, часто по окраинам снежников, таких как *Lagotis minor*, *Myosotis asiatica*, *Senecio atropurpureus*, *Salix polaris*, осмотическое давление выше (35—39 атм), что можно объяснить влиянием низких температур почвы в этих условиях.

У видов, обитающих на сухих плакорных участках тундры, — *Arctagrostis latifolia*, *Poa arctica*, *Salix polaris*, *Dryas octopetala*, найдены концентрации клеточного сока в пределах 33.4—37.2 атм. На самых дренированных пространствах, таких как верхние края склонов, встречаются растения с наиболее высоким осмотическим давлением, равным 43.9 атм (*Cassiope tetragona*). На вершинах сопок, на хорошо прогреваемых почвах произрастают виды с концентрацией клеточного сока 31.9—34.4 (*Papaver radiculatum*, *Minuartia macrocarpa*, *Potentilla emarginata*).

Таким образом, в условиях арктической тундры на величину осмотического давления оказывают влияние различные сочетания влажности и температуры в корнеобитаемом слое: избыточное увлажнение и наиболее холодные почвы, хорошо дренированные и прогреваемые почвы, сильно увлажненные и прогреваемые почвы.

Интересно сопоставить величины осмотического давления у растений о. Врангеля и у видов, произрастающих в сходных по комплексу природных условий географических районах, где увлажнение оптимально, а почвы холодные. В высокогорьях Восточного Памира у растений на лугах вдоль речных русел осмотическое давление составляет 17—20 атм (Свешникова, 1956); у преобладающего числа видов луговых растений в высокогорьях Хангая — от 8 до 20 атм (Свешникова, Измайлова, 1977); в среднегорных тундрах Хибин — от 8 до 23 атм (Поплавская и др., 1939); в Якутии — 11—24 атм (Дадыкин, 1952).

Проведенное сравнение показывает, что для растений арктической тундры характерно более высокое осмотическое давление, что можно объяснить их существованием в условиях вечной мерзлоты и низких температур воздуха. В. П. Дадыкин (1952) в тундрах Якутии наблюдал нарастание осмотического давления по мере понижения температуры почвы на участках с разным уровнем верхней границы вечной мерзлоты.

Сосущая сила у растений о. Врангеля определялась по методу В. С. Шардакова (1948) одновременно с осмотическим давлением, что было необходимо, так как соотношение ее с величиной осмотического давления определяет состояние водного баланса растений. Зарегистрированы невысокий уровень и разброс величин этого показателя от 3.7 до 21.8 атм (табл. 1). Можно выделить четыре группы растений: к первой (с наибольшей величиной сосущей силы — 17.0—21.8 атм) относятся 40% исследованных видов (*Oxytropis tschuktschorum*, *Salix reptans*, *Alopecurus alpinus*, *Dryas octopetala* и др.); ко второй (14.2—16.2 атм) — 36% видов (*Salix polaris*, *Androsace ochotensis* и др.); к третьей (10.2—13.4 атм) — 10 и к четвертой (3.7—7.7 атм) — 14% видов (*Saxifraga punctata*, *Parrya nudicaulis*, *Ranunculus sulphureus* и др.).

На протяжении теплого времени, особенно к концу вегетации (в начале второй половины августа) у ряда растений происходило повышение сосущей силы в 1.2—2.0 раза. Наибольшее повышение (на 9.5—10.5 атм) зафиксировано у *Minuartia macrocarpa*, *Saussurea tilesii* и др.; возрастание на 7—8 атм отмечено у большинства видов. Очень небольшие изменения происходили у *Salix polaris*, *Saxifraga funstonii*, *Artemisia borealis*. Как видно, дифференциация величин сосущей силы листьев у изученных видов растений выражена довольно сильно, что является следствием разнообразного сочетания уровней тепла и влаги в разных местообитаниях. У подавляющего большинства видов осмотическое давле-

ТАБЛИЦА 2

Время наступления завядания листьев при различной температуре

Вид	23—25°				8—9°			
	наступление завядания, часы	содержание воды, % от сыр. веса		потеря воды, % от сыр. веса	наступление завядания, часы	содержание воды, % от сыр. веса		потеря воды, % от сыр. веса
		исходное	при наступлении завядания			исходное	при наступлении завядания	
<i>Rhodiola borealis</i>	21	89.3	—	—	—	—	—	—
<i>Oxyria digyna</i>	4	84.0	22.2	74.0	6	84.0	18	78.6
<i>Saussurea tilesii</i>	3	84.0	34.0	70.0	6	82.0	10	87.8
<i>Lagotis minor</i>	5	82.0	24.4	70.0	6	80.0	18	77.5
<i>Valeriana capitata</i>	1.5	80.5	28.1	64.1	5	—	—	—
<i>Claytonia arctica</i>	4	80.0	42.5	48.0	4	—	14	—
<i>Nardosmia frigida</i>	5	78.0	19.7	76.0	9	74.4	7	81.3
<i>Senecio atropurpureus</i>	3.5	80.0	25.6	69.0	3.5	—	18	—
<i>Artemisia arctica</i>	3.5	79.6	27.0	65.9	7	83.5	10	88.2
<i>Papaver radiculatum</i>	2.5	77.0	20.5	74.7	4.5	80.0	17	78.7
<i>Artemisia borealis</i>	3	76.1	24.2	68.2	7	76.1	14	81.7
<i>Oxytropis tschuktschorum</i>	4	71.4	30.3	57.4	7.5	62.4	20	68.1
<i>Astragalus umbellatus</i>	2.5	71.7	32.6	54.5	3.5	—	18	—
<i>Astragalus alpinus</i>	3.5	70.7	30.7	56.6	4	—	23	—
<i>Festuca brevifolia</i>	5	69.0	37.1	46.4	13	69.0	33	52.3
<i>Arctagrostis latifolia</i>	2.5	68.0	28.3	58.4	7	63.6	12	81.1
<i>Potentilla emarginata</i>	4.5	68.9	30.5	55.8	5.5	—	28	—
<i>Salix reptans</i>	4	63.5	30.0	52.8	5.5	62.6	13	80.0
<i>Saxifraga hirculus</i>	6	60.4	27.2	55.0	—	—	—	—
<i>Salix polaris</i>	2.5	53.4	43.4	19.9	5	53.4	19	64.5

ние превышает сосущую силу в 2.0—2.5 раза, у небольшого числа видов — в 3—5 (*Lagotis minor*, *Deschampsia caespitosa*, *Oxygraphis glacialis*, *Artemisia borealis*, *A. furcata*). Особенно велико (в 8—10 раз) превышение осмотического давления над сосущей силой в листьях *Ranunculus sulphureus*, *Parrya nudicaulis*, *Saxifraga punctata*. Это свидетельствует о благополучном водном балансе у растений арктической тундры. Довольно большой диапазон величин обоих показателей водного режима для исследованных видов подчеркивает разнообразие их реакций на окружающую среду. Высокие уровни осмотического давления являются следствием воздействия постоянно низких температур почвы (особенно) и воздуха, при которых в клетках накапливаются большие количества осмотически активных веществ — растворимых сахаров, аминокислот, как это было показано для растений высокогорий Памира (Рейнус, 1964).

Размеры потерь воды при завядании, происходящем при разных температурах, и время, в течение которого оно наступает, показаны в табл. 2. В опытах при температуре 23—25° завядание фиксируется чаще всего через 3—4 ч и как исключение — через 21 ч (*Rhodiola borealis*). Наиболее быстро (через 1.5 ч) завядают листья у *Valeriana capitata*; через 2.5 ч — у *Salix reptans*, *S. polaris*, *Astragalus alpinus*, *A. umbellatus*, *Papaver radiculatum*, *Artemisia borealis*, *A. arctica*; через 4.5—6 ч — у *Claytonia arctica*, *Potentilla emarginata*, *Nardosmia frigida*, *Lagotis minor*, *Festuca brevifolia*.

В результате завядания при 23° содержание воды в листьях у разных видов колеблется от 19.7 до 43.4%, а потери воды составляют от 76.0 до 19.9% от исходного веса (табл. 2); при самой высокой влажности (30—42%) теряют тургор листья *Claytonia arctica*, *Oxytropis tschuktschorum*, *Astragalus umbellatus*, *A. alpinus*, *Festuca brevifolia*, *Potentilla emarginata*, *Salix reptans*, *S. polaris*, потери воды в их листьях варьируют от 48.0 до 57.4% от исходного веса. *Oxyria digyna*, *Saussurea tilesii*, *Lagotis minor*, *Valeriana capitata*, *Arctagrostis latifolia* и другие теряют тургор при содержании воды от 20 до 30%, что составляет потерю от ис-

ходной величины от 74.0 до 58.4%. При самой низкой влажности листьев (от 15 до 20% при потере 74.7—76.6% веса) наблюдалось завядание у *Rhodiola borealis*, *Papaver radicum*, *Nardosmia frigida*.

При пониженной температуре (8—9°), весьма характерной для середины лета на о. Врангеля, завядание отмечается через 3.5—13 ч, наиболее поздно — у *Festuca brevifolia*, *Arctagrostis latifolia*, *Papaver radicum*, *Saussurea tilesii* и *Oxyria digyna*, скорее всего (через 3.5—4 ч) — у *Astragalus alpinus*, *A. umbellatus*, *Claytonia arctica*, *Senecio atropurpureus*. Остальные виды обнаруживают явные признаки завядания через 5—7 ч. При наступлении завядания в этих условиях листья изученных растений содержат от 7 до 33% воды, а потеря воды составляет 52.3—81.3% от исходного веса. Большую потерю воды при пониженных температурах, как нам кажется, можно объяснить тем, что процесс завядания в этом случае протекает в продолжение более длительного времени (табл. 2). Больше всего содержат воды (28—33%) во время завядания листья *Festuca brevifolia* и *Potentilla emagrinata*; при влажности около 20%, когда потеря исходного веса равна 78.6—64.5%, теряют тургор листья большинства растений.

В целом для 20 исследованных видов характерны большие различия в запасе воды в листьях (от 89.3—до 53.4%) и в потере воды при наступлении завядания (от 76.0 до 46.4%), что так же, как результаты определения осмотического давления и сосущей силы, свидетельствует о влиянии на состояние водного баланса растений пестроты условий существования, создающихся в микрообитаниях, типичных для арктической тундры.

Представляется интересным сравнение времени наступления завядания и размеров потерь воды при этом у растений о. Врангеля и у луговых растений высокогорных пустынь Памира (Свешникова, 1962), произрастающих на хорошо увлажненных, постоянно холодных почвах. У последних завядание наступает значительно быстрее, что объясняется низкой относительной влажностью воздуха на Памире. Так, на Памире при 17—24° (условия лаборатории) потеря тургора происходит очень быстро, через 1—1.5 ч, а при 6° (полевые условия) — через 3—4 ч от начала опыта. Потеря воды листьями разных видов составляет в первом случае 91.9—78.4, во втором — 91.3—85.7% исходного веса, т. е. она так же велика, как и на о. Врангеля.

Рассматривая в целом материал, полученный на о. Врангеля, можно сказать, что хотя арктическая тундра и не относится к областям, где вода является ограничивающим фактором, обитающие в ней растения испытывают затруднения в поступлении воды, которые вызываются низкими температурами почвы. Это проявляется в характере распространения тундровых растений по микроместобитаниям, где условия прогревания и увлажнения неодинаковы.

Исследования D. Scott и B. Billings (1964), M. Caldwell и D. Johnson и M. Fareed (1978) на Аляске также показывают, что водный потенциал тундровых растений различается весьма сильно в зависимости от уровня увлажнения местобитаний.

По сравнению с растениями тундровой зоны СССР — Якутией (Дадыкин, 1952), горными тундрами Кольского полуострова (Поплавская и др., 1939) — осмотическое давление у растений о. Врангеля заметно выше, что свидетельствует о сильно выраженном отрицательном воздействии вечной мерзлоты, лежащей вблизи поверхности почвы и оказывающей очень большое влияние на поступление воды в растения.

В условиях арктической тундры четко проявляется влияние различного уровня влагообеспеченности. Так, на дренированных краях склонов зарегистрированы самые высокие значения осмотического давления у растений, а самые низкие — у растений, обитающих в избыточно увлажненных местах. Интересна и быстрая реакция растений на просыхание в течение теплого времени сезона вегетации (12 VII—15 VIII), когда осмотическое давление возрастает на 10—16 атм у растений, занимающих самые высокие позиции на мезорельефе, и всего на 2—3 атм у растений, произрастающих в богатых влагой ложбинах.

Найденная дифференциация в потерях воды при завядании отражает как разнообразие в экологической природе изученных видов, так и разницу в водно-тепловом режиме занимаемых ими микроместобитаний.

Таким образом, типичная в условиях арктических тундр неоднородность, множество микровариантов местообитаний со свойственными им сочетаниями водообеспеченности и температуры определяют выраженную дифференциацию между видами по уровню их сосущей силы и осмотического давления, широкий диапазон их величин.

ЛИТЕРАТУРА

- Александрова В. Д. Геоботаническое районирование Арктики и Антарктики. Комаровские чтения, XXIX, Л.: Наука, 1977. 188 с. — Городков Б. Н. Анализ растительности зоны арктических пустынь на примере острова Врангеля. — В кн.: Растительность Крайнего севера СССР и ее освоение. М.; Л.: Изд-во АН СССР, 1958, с. 59—94. — Дадыкин В. П. Особенности поведения растений на холодных почвах. М.: Изд-во АН СССР, 1952. 270 с. — Попова Г. И., Яшумова Е. Т., Петрова С. И. Материалы по изучению экологии арктических растений. Тр. Лен. о-ва естествоисп., 1939, т. 67, 3, с. 26—28. — Рейнус Р. М. Углеводный обмен растений в условиях высокогорий Памира. Душанбе: Изд-во АН ТаджССР, 1964. 138 с. — Свешникова В. М. Осмотическое давление у высокогорных растений. Тр. АН ТаджССР, Сталинабад, 1956, т. 45. 55 с. — Свешникова В. М. Водный режим растений и почв высокогорных пустынь Памира. Тр. Бот. ин-та АН ТаджССР, 1962, т. 19. 247 с. — Свешникова В. М., Заленский О. В. Водный режим растений аридных территорий Средней Азии и Казахстана. — В кн.: Вопросы географии. М.; Л.: Изд-во АН СССР, 1956, с. 227—237. — Свешникова В. М., Измайлова Н. Н. Осмотическое давление растений Хангая. — В кн.: Растительный и животный мир МНР. Л.: Наука, 1977, с. 143—148. — Тихомиров Б. А. Очерки по биологии растений Арктики. М.; Л.: Изд-во АН СССР, 1963. 154 с. — Тихомиров Б. А. Некоторые проблемы в изучении жизненных форм растений Арктики. — В кн.: Проблемы ботаники, вып. 6. М.; Л., 1962, с. 182—197. — Шардаков В. С. Новый полевой метод определения сосущей силы растений. — ДАН СССР, 1948, т. 60, № 1, с. 169—172. — Caldwell M. M., Johnson D. A., Fareed M. Constraints on tundra productivity: photosynthetic capacity in relation to solar radiation utilization and water stress in arctic and alpine tundras. — In: Vegetation and production ecology of an Alaskan Arctic tundra. N. Y. etc: Springer Verlag, 1978, vol. 29, p. 323—342. — Miller P. C., Stoner W. A., Ehleringer J. R. Some aspects of water relations of Arctic and Alpine regions. — In: Vegetation and production ecology of an Alaskan Arctic tundra, 1978, vol. 29, p. 343—357. — Scott D., Billings B. W. D. Effects of environmental factors on standing crop and productivity of alpine tundra. — Ecol. Monogr., 1964, vol. 34, p. 243—270. — Stoner W. A., Miller P. C. Water relations of plant species in the wet coastal tundra at Barrow, Alaska. — Arct. Res., 1975, vol. 21, p. 109—124.

Ботанический институт им. В. Л. Комарова АН СССР,
Ленинград.

Получено 23 VII 1982.

S U M M A R Y

For the first time measurements have been made of osmotic pressure, suction tension, and the rate of water loss in the leaves of 48 most common species of low bush-herb biotope in the bush-moss arctic tundra. The plants react differently to the microvariants of habitats with their characteristic soil temperature and moisture combinations. This results in a marked differentiation between the species at the level of suction tension, osmotic pressure and the range of the in deviation.

УДК 577.8 : 539.22 : 632.937.25 : 582.356 (282.247.41)+(282.247.412)

А. Г. Сидорский, С. В. Деев, В. Н. Родинов, О. А. Азизов,
Н. В. Комарова, В. М. Сандалкин, А. Г. Яшина

ПОЛОВАЯ СТРУКТУРА СОЦВЕТИЙ
SAGITTARIA SAGITTIFOLIA (ALISMATACEAE)
В ПОПУЛЯЦИЯХ НЕКОТОРЫХ РЕК ВОЛЖСКО-ОКСКОГО БАСЕЙНА

A. G. SIDORSKY, S. V. DEEV, V. N. RODINOV, O. A. AZIZOV, N. V. KOMAROVA,
V. M. SANDALKIN, A. G. YASHINA. SEXUAL STRUCTURE OF INFLORESCENCES IN
SAGITTARIA SAGITTIFOLIA (ALISMATACEAE) IN THE POPULATIONS OF SOME RIVERS
OF THE VOLGA—OKA BASIN

Установлено, что по половой структуре соцветий все исследованные популяции *Sagittaria sagittifolia* являются полиморфными. Кроме многих модификаций основного полового типа простых соцветий, существует несколько половых форм сложной мутовчатой кисти. Каждая популяция содержит большой набор половых форм соцветий, при этом одни являются общими для всех популяций, другие — для некоторых, а третьи обнаружены в одной локальной популяции. Дано описание половой структуры наиболее распространенных форм соцветий. Сделан вывод о том, что характеристика половой структуры соцветий стрелолиста обыкновенного, приводимая в ботанической литературе, не отражает реального распределения половых форм соцветий этого вида в изученном регионе.

В европейской части нашей страны *Sagittaria sagittifolia* L. является одним из самых распространенных видов среди раздельнополых однодомных земноводных растений. Первые исследования этого растения в популяции р. Сережи показали, что большинство особей формирует соцветия, половая структура которых не соответствует общепринятым ботаническим описаниям. Было установлено, что по мере ухудшения условий произрастания (увеличение скорости течения, повышение содержания органических веществ) происходит снижение численности и размеров популяций. Это сопровождается уменьшением числа мутовок в соцветиях и разнообразия их форм, снижением числа тычиночных цветков и сдвигом половой дифференциации растений в женскую сторону (Сидорский, Деев, 1981). В данной работе представлены результаты изучения соцветий стрелолиста обыкновенного в популяциях ряда рек Волжско-Окского бассейна.

Материал и методика

Материал собирали в экспедициях по рекам Волжско-Окского бассейна. Были изучены популяции стрелолиста обыкновенного р. Теши (1980 г.) от истока до впадения ее в р. Оку (протяженность маршрута 250 км); р. Сережи (1975, 1976, 1978 гг.), впадающей в р. Тешу, от верховья (с. Пошатово) до устья (300 км); р. Керженца (1979 г.), впадающей в р. Волгу, от верхней части реки (с. Успенское) до устья (300 км); р. Мокши (1981), впадающей в р. Оку, от ее среднего течения (дер. Дудоровка) до устья (270 км); р. Пьяны (1982 г.), впадающей в приток Волги — р. Суру, от верховья (с. Борнуково) до низовья реки (г. Сергач, 160 км); р. Ветлуги (1982 г.), впадающей в Волгу, на среднем участке реки (от г. Шарья до ст. Ветлужская, 300 км). Через каждые 2 км маршрута в нескольких местах собирали по 20—30 растений, у которых анализировали поло-

вую структуру соцветий. Растения брали на участках рек в самых разнообразных экологических условиях произрастания, различающихся по скорости течения воды, содержанию в ней органических частиц и по другим факторам.

Результаты исследования и обсуждение

Соцветие стрелолиста обыкновенного представляет собой пример мутовчатой кисти (Федоров, Артюшенко, 1979), в которой цветки расположены трехчленными мутовками. Нижние 1—2 мутовки несут пестичные цветки, остальные — тычиночные (Маевский, 1964; Цвелев, 1979, и др.). Анализ половой структуры соцветий более 24 тыс. растений выявил исключительно высокую вариабельность стрелолиста обыкновенного по этому признаку. Во-первых, у некоторых растений в соцветиях были обнаружены обоеполые цветки, что отмечено и в литературе (Цвелев, 1982). В связи с этим соцветия стрелолиста обыкновенного можно разделить на диморфные — с тычиночными и пестичными — и триморфные — с тычиночными, пестичными и обоепылыми цветками. Во-вторых, у многих соцветий в первой нижней мутовке формируется чаще одна, реже — несколько боковых кистей, состоящих в свою очередь из 2—3 мутовок с тычиночными цветками. По этому признаку все растения стрелолиста обыкновенного можно разделить на группы особей с простой и сложной мутовчатой кистью. В-третьих, число половых типов соцветий стрелолиста обыкновенного увеличивается за счет изменения числа цветков в мутовке (одно-, двух-, трех-, четырех-, пятичленные мутовки, состоящие из 1, 2, 3, 4, 5 цветков) и различного сочетания их по полу (мутовки, состоящие из цветков одного пола или разных полов). Все это создает большое разнообразие половых форм стрелолиста обыкновенного; это, по нашему мнению, один из самых лабильных морфологических признаков у этого растения (табл. 1).

ТАБЛИЦА 1

Общая характеристика половой структуры соцветий стрелолиста обыкновенного

Местообитание популяции (река)	Число проанализирован- ных соцветий	Частота встречаемости растений с разной половой формой соцветий, %				Число разных вариантов соцветий			
		простой		сложной		простых		сложных	
		цветки в соцветии							
		диморф- ные	триморф- ные	диморф- ные	три- морф- ные	ди- морф- ные	три- морф- ные	диморф- ные	три- морф- ные
Сереза (1975)	3048	82.2	—	17.8	—	11	—	10	—
Сереза (1976)	3420	92.7	—	7.3	—	14	—	9	—
Сереза (1978)	3584	88.8	—	11.2	—	14	—	9	—
Керженец	2940	80.4	—	19.6	—	10	—	10	—
Теша	2895	72.2	—	27.8	—	9	—	29	—
Мокша	2760	36.3	—	63.7	—	16	—	91	—
Пьяна	2190	79.3	—	17.9	2.8	8	—	7	1
Ветлуга	3750	80.1	17.5	2.4	—	19	9	4	—
Среднее	3073	77.4	2.7	19.7	0.2	46	9	122	1

Анализ таблицы показывает, что простой кистью во всех изученных популяциях обладают 80.1% растений, остальные формируют сложную кисть (19.9%), однако отдельные популяции имеют значительные отклонения от средних показателей. В популяции р. Мокши большая часть растений имеет сложное соцветие (63.7%), в то время как в популяции р. Ветлуги растений с таким соцветием всего 2.4%. Обоеполые цветки наблюдаются только в первой мутовке соцветий. В целом обоеполые цветки встречаются редко, чаще в простых со-

цветках (2.7%), чем в сложных (0.2%). Осмотр большого числа растений в каждой популяции выявил особи с обоеполыми цветками только в двух популяциях: на р. Пьяне (в сложных соцветиях) и р. Ветлуге (в простых соцветиях).

Разнообразие половых форм простых и сложных соцветий, обусловленное соотношением числа разнополых цветков в мутовках, довольно велико. В исследованных популяциях выявлены 178 разных половых форм соцветий, тогда как во «Флорах» и «Определителях» растений обычно приводятся только две.

Отдельные популяции сильно отличаются друг от друга по разнообразию половых форм соцветий. Например, в популяции р. Мокши выделены 107, а р. Пьяны — только 16 половых форм. Большое разнообразие форм соцветий на р. Мокше можно объяснить сложными экологическими условиями: периодическим чередованием участков с интенсивным хозяйственным использованием территории берегов (летние животноводческие лагеря, пастбища, посевы) с участками, берега которых поросли лесом или кустарником, и т. д. Кроме того, в нижней части реки — регулярное и довольно интенсивное судоходство. В популяциях рек Сережи, Керженца, Пьяны разнообразие половых форм соцветий одинаково у растений как с простой, так и сложной кистью, а в популяциях рек Тешы и Мокши их значительно больше у растений со сложной кистью. Разнообразие половых форм соцветий, соотношение растений с простой и сложной кистью, частота растений с ди- и триморфными цветками несомненно колеблются в определенных пределах в зависимости от конкретных экологических условий данного года. Трехлетние экспедиции по р. Сереже показали близкие результаты, поэтому мы считаем, что одногодичные данные правомерно использовать в качестве характеристики популяций стрелолиста обыкновенного, локальной для каждой реки. За счет каких же структурных элементов соцветия происходит увеличение разнообразия половых форм растений?

ТАБЛИЦА 2

Число модификаций элементов соцветий, обуславливающее разнообразие половых форм стрелолиста обыкновенного

Местообитание популяции (река)	Простая кисть			Сложная кисть							
				центральная кисть			боковые кисти				
	порядок расположения нетипичных мутовок *						число	нетипичные мутовки			
I	II	III	I	II	III						
Сережа (1975)	6	4	—	3	2	—	—	—			
Сережа (1976)	5	4	—	3	2	—	—	—			
Сережа (1978)	4	5	2	4	5	—	—	—			
Керженец	5	3	—	5	1	—	—	—			
Теша	4	5	—	9	6	—	1	5			
Мокша	5	5	2	15	4	3	3	12			
Пьяна	4	5	1	8	2	—	1	2			
Вет уга	7	7	2	4	2	—	—	1			
Среднее . . .	5.0	4.8	0.9	6.4	3.0	0.4	0.6	2.5			

* Нетипичные мутовки отличаются от типичных числом или полом цветков.

Из табл. 2 видно, что у простой мутовчатой кисти все разнообразие половых форм обусловлено в основном первыми двумя мутовками, которые по числу или полу цветков отличаются от типичных. За типичные принимаются первая нижняя мутовка, состоящая из трех пестичных цветков, и вторая, содержащая три пестичных или три тычиночных цветка (Маевский, 1964; Цвелев, 1979, и др.). В некоторых популяциях — реки Сережа (1978 г.), Мокша, Пьяна, Ветлуга — модификация половых соцветий распространяется и на третьи мутовки. Появление боковой кисти увеличивает разнообразие половых форм со-

цветий за счет числа боковых кистей, а также числа и пола цветков в их мутовках (популяции рек Теши, Мокши, Пьяны, Ветлуги). В целом и у сложного соцветия половые модификации идут в основном за счет первых двух мутовок центральной кисти, при этом первая мутовка более лабильна, чем вторая, в то время как у растений с простой кистью они равноценны.

Боковая кисть выходит всегда из первой мутовки. Все просмотренные нами соцветия представляли собой сочетания цветков разного пола. За все годы наблюдений лишь в популяции р. Теши отмечены одно (!) соцветие, состоящее только из тычиночных цветков, и одно соцветие, у которого боковая кисть выходила из второй мутовки центральной кисти. Третья мутовка за небольшим исключением трехчленная с тычиночными цветками. Все последующие мутовки такого же строения без каких-либо отклонений. Это говорит о строгом генетическом контроле формирования этой части соцветия.

Логическое объяснение различной степени стабильности половой структуры верхней и нижней частей соцветий стрелолиста обыкновенного можно дать, если предположить, что у этого вида исходной половой формой соцветия была сложная трехчленная мутовчатая кисть с несколькими боковыми кистями, состоящая только из обоеполых цветков. О первичности обоеполых цветков у стрелолиста обыкновенного говорят цитоэмбриологические исследования, установившие наличие зачатков плодolistиков в тычиночных цветках (Курдюм, Глущенко, 1976), и присутствие в изученных нами популяциях растений с триморфными цветками. У *Sagittaria latifolia* потенциальная обоеполость установлена как для тычиночных цветков, так и для пестичных (Singh, Sattler, 1973). У *S. lappula* в однополых цветках имеются крупные рудименты частей другого пола (Цвелев, 1982).

Таким образом, можно предположить, что эволюционное преобразование исходного соцветия у стрелолиста обыкновенного шло по пути ликвидации боковых кистей и превращения обоеполых цветков в верхней части соцветия в тычиночные, а в нижней — в пестичные, при этом преобразование верхней части соцветия опережало изменение нижней части. Вероятно, был такой момент в эволюции этого вида, когда в его соцветиях нижние мутовки состояли из обоеполых цветков, а верхние — из тычиночных (андромонойкистная форма). Этим можно объяснить появление обоеполых цветков только в тех мутовках, где формируются пестичные цветки, и тот факт, что изменение числа цветков и их пола, как правило, происходит только в двух первых (нижних) мутовках, так как их половая структура еще окончательно не стабилизировалась.

Рамки статьи не позволяют описать все 178 половых форм стрелолиста обыкновенного, выявленных нами. Некоторые варианты соцветий встречались редко, другие, наоборот, определяли «лицо» местной популяции. В табл. 3 и 4 показаны структуры первых двух мутовок простого соцветия и центральной кисти сложного соцветия стрелолиста обыкновенного, которые являются наиболее распространенными или характерными для каждой популяции. В таблицах цифрой обозначается число цветков, знаками ♀ и ♂ — пол цветков, половая формула первой мутовки отделяется от второй знаком тире. Например, формула $3♀ - 3♂$ означает, что в первой мутовке соцветия находятся три пестичных цветка, а во второй — три тычиночных. Формула $1♀ 1♂ - 3♀ 2♂$ характеризует соцветие, содержащее в первой мутовке по одному пестичному и одному тычиночному цветку, а во второй мутовке — три пестичных и два тычиночных цветка.

Анализ табл. 3 показывает, что каждая местная популяция стрелолиста обыкновенного имеет свой набор наиболее распространенных вариантов половых форм соцветий; некоторые из них являются общими для всех или нескольких популяций, другие — характерны только для данной популяции. Реальность существования устойчивости определенного набора половых форм соцветий у популяций стрелолиста обыкновенного подтверждают трехлетние наблюдения над популяцией р. Сережи, давшие в целом близкие результаты.

Наиболее распространенными и характерными для всех популяций были растения, имеющие в первых двух мутовках формулы $3♀ - 3♂$ и $3♀ - 1♀ 2♂$, составившие соответственно 41.0 и 12.9% от всех просмотренных растений. Первая половая форма является типичной для этого вида растений, вторая пред-

ТАБЛИЦА 3

Характеристика первых двух мутовок простых соцветий стрелолиста обыкновенного, наиболее часто встречающихся в разных местных популяциях (в процентах от общего числа просмотренных растений)

Р. С е р е ж а (1975)														
3♀-3♂ 39.4		3♀-1♀2♂ 22.2		2♀1♂-3♂ 9.8		3♀-3♀ 6.4		3♀-3♀1♂ 5.5		1♀2♂-3♂ 3.0				
Р. С е р е ж а (1976)														
48.4		15.6		14.9		2.0		5.0		5.4				
Р. С е р е ж а (1978)														
41.5		20.1		9.2		5.4		5.1		1.8				
Р. К е р ж е н е ц														
3♀-3♂ 34.4		3♀-3♀1♂ 15.7		3♀-1♀2♂ 15.2		3♀-3♀2♂ 2.7		2♀1♂-3♂ 2.6		3♀-1♀1♂ 2.4				
Р. Т е ш а														
3♀-3♂ 42.1		3♀-1♀2♂ 15.5		2♀1♂-3♂ 6.7		3♀-2♀1♂ 3.7		1♀1♂-3♂ 1.6		3♀-2♂ 1.0				
Р. М о к ш а														
3♀-3♂ 11.0		3♀-1♀2♂ 8.2		3♀-3♀ 4.8		3♀-2♀1♂ 4.3		2♀1♂-2♀1♂ 1.6		2♀1♂-1♀2♂ 1.2		3♀-2♀ 1.1		2♀1♂-3♀ 1.0
Р. П ь я н а														
3♀-3♂ 65.5		2♀1♂-3♂ 4.1		3♀-1♀2♂ 2.8		3♀-4♂ 1.6		3♀-3♀ 1.4		3♀1♂-3♂ 1.4		4♀-3♂ 1.3		3♀-1♂ 1.2
Р. В е т л у г а														
3♀-3♂ 47.8		2♀1♂-3♂ 16.8		1♀2♂-3♂ 4.8		3♀-2♂ 2.0		2♀-3♂ 2.0		2♀1♂-2♂ 1.5		3♀-1♀2♂ 1.2		

ТАБЛИЦА 4

Характеристика первых двух мутовок центральной кисти сложных соцветий стрелолиста обыкновенного, наиболее часто встречающихся в локальных популяциях (в процентах от общего числа просмотренных растений популяции)

Р. Сережа (1975)							
2♀1♂-3♀1♂ 2.4	2♀1♂-1♀2♂ 2.2	2♀-3♂ 1.7	2♀2♂-3♂ 1.4	2♀2♂-3♀1♂ 1.3	3♀1♂-3♀ 1.0	2♀-1♀2♂ 1.0	
Р. Сережа (1976)							
3.1	2.7	0.9	1.5	0.8	1.0		—
Р. Сережа (1978)							
1.7	3.3	1.1	1.4	1.7	1.9		—
Р. Керженец							
3♀-2♀1♂ 4.8	2♀-1♀3♂ 3.9	2♀1♂-3♂ 3.2	2♀2♂-3♂ 2.5	2♀-3♂ 1.7	2♀-1♀2♂ 1.5	1♀2♂-3♂ 1.0	
Р. Теша							
2♀-3♂ 4.6	2♀1♂-3♂ 3.6	2♀1♂-2♀1♂ 3.1	2♀-1♀2♂ 2.2	2♀1♂-1♀2♂ 2.1	2♀-2♀1♂ 2.0	3♀-2♀1♂ 1.5	1♀2♂-3♂ 1.1
Р. Мокша							
3♀1♂-3♀ 7.1	2♀2♂-3♀ 6.5	5♀-3♀ 4.8	4♀-3♀ 3.8	3♀2♂-3♀ 3.7	3♀-3♀ 3.7	4♀1♂-3♀ 3.3	2♀-3♂ 1.5
Р. Пьяна							
3♀-3♂ 4.2	1♀2♂-3♂ 4.1	2♀1♂-3♂ 4.0	2♀3♂-3♂ 1.6	2♀-3♂ 1.4	2♀2♂-2♀2♂ 1.4	1♀1♂-3♂ 1.2	
Р. Ветлуга							
2♀2♂-3♂ 1.2	3♀-1♀2♂ 0.5	2♀1♂-3♂ 0.4	2♀-3♂ 0.3				

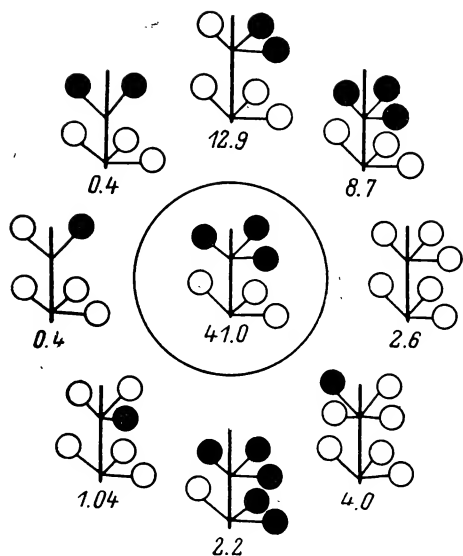


Рис. 1. Частота встречаемости растений, имеющих наиболее распространенные половые формы простой мутовчатой кисти (в процентах от общего числа исследованных растений во всех популяциях).

Темные кружки — тычиночные цветки, светлые — пестичные.

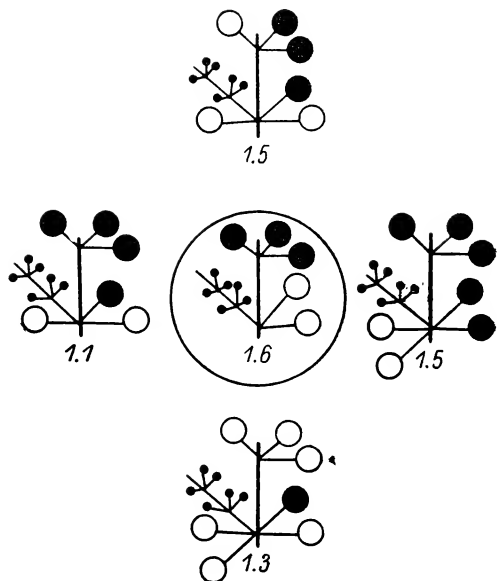


Рис. 2. Частота встречаемости растений, имеющих наиболее распространенные половые формы сложной мутовчатой кисти (в процентах от общего числа исследованных растений во всех популяциях).

Обозначения те же, что на рис. 1.

ставляет модификацию первой, когда во второй мутовке вместо одного тычиночного цветка формируется пестичный. Таким образом, более половины растений (57.9%) обладают этими двумя формами соцветия. Третьей распространенной формой соцветия почти во всех популяциях (кроме популяции р. Мокши) было соцветие формы $2\text{♀}1\text{♂}-3\text{♂}$ (вторая модификация типичного соцветия — с заменой одного пестичного цветка в первой мутовке на тычиночный). «Индикаторными», т. е. характерными только для одной популяции стрелолиста обыкновенного, были соцветия с такими формулами: на р. Серее 3 ♀—3 ♀ 1 ♂ (5.2% от всех исследованных растений популяции), на р. Теше — 1 ♀ 1 ♂—3 ♂ (1.6%), на р. Керженце — 3 ♀—1 ♀ 1 ♂ и 3 ♀—3 ♀ 2 ♂ (5.1%), на р. Мокше — 3 ♀—2 ♀, 2 ♀ 1 ♂—3 ♀, 2 ♀ 1 ♂—2 ♀ 1 ♂, 2 ♀ 1 ♂—1 ♀ 2 ♂ (4.9%), на р. Пьяне — 3 ♀—1 ♂, 3 ♀—4 ♂, 4 ♀—3 ♂, 3 ♀ 1 ♂—3 ♂ (5.5%) и на р. Ветлуге — 2 ♀ 1 ♂—2 ♂ и 2 ♀—3 ♂ (3.5%).

Модификации основной формы соцветия в популяциях стрелолиста обыкновенного могут происходить не только за счет изменения пола отдельных цветков в первой и второй мутовках, но и в результате увеличения их числа до четырех (популяции рек Серее, Керженца, Пьяны) или пяти цветков (популяция р. Керженца), или уменьшения до двух (популяции рек Тешы, Керженца, Мокши, Ветлуги) и даже до одного цветка (популяция р. Пьяны).

Указываемые в ботанической литературе растения с соцветиями $3\text{♀}-3\text{♂}$, $3\text{♀}-3\text{♀}$ в качестве типичных для этого вида составили в популяциях р. Пьяны 66.9, р. Ветлуги — 47.8, р. Серее — 47.7, р. Тешы — 42.1, р. Керженца — 34.4, р. Мокши — 15.8%. В среднем по всем популяциям — 43.6%, т. е. меньше половины растений формировали типичное соцветие.

Растения с простой кистью, имеющей в первой мутовке обоеполые цветки, отмечены только в популяции р. Ветлуги. Соцветия в данном случае представлены семью половыми формами, наиболее распространенными среди которых были формы соцветий типа $1\text{♂}2\text{♀}-3\text{♂}$ (14% от исследованных растений популяции) и $1\text{♂}1\text{♀}1\text{♂}-3\text{♂}$ (1.6%). Как видно, у второй формы соцветия в первой мутовке присутствуют все три половые формы цветка. Анализ полученных данных показывает, что самым распространенным в изученных популяциях

является соцветие с простой кистью, имеющей в первой мутовке три пестичных и во второй — три тычиночных цветка. Модификации этого соцветия и их распространение в изученных популяциях показаны на рис. 1.

В табл. 4 приведены аналогичные данные для растений, формирующих сложную мутовчатую кисть. При их рассмотрении следует учитывать, что из первой мутовки центральной кисти начинается боковая кисть; также приведены половые формы сложных соцветий, имеющих только одну боковую кисть.

Из данных таблицы видно, что общей половой формой для всех популяций является соцветие, у которого в первой мутовке центральной кисти имеются два пестичных, а во второй — три тычиночных цветка (2 ♀—3 ♂). По сути дела это основная половая форма простого соцветия, у которого в первой мутовке один пестичный цветок замещен боковой кистью. Как и в отношении простых соцветий, в каждой популяции имеются свойственные только ей половые формы сложных соцветий. Например, для популяции р. Ветлуги таковой была формула 3 ♀—1 ♀ 2 ♂. В целом наличие соцветий, имеющих узколокальное распространение, было отмечено в популяции р. Сережи у 30.6% растений, несущих сложные соцветия, р. Керженца — 19.9, р. Тешы — 7.2, р. Мокши — 65.5, р. Пьяны — 23.5, Ветлуги — 20.8%. Сложные соцветия с триморфными цветками (1 ♂ 2 ♀—3 ♂) были обнаружены только в популяции р. Пьяны (2.8%).

Модификации сложного соцветия и их распространение в изученных популяциях показаны на рис. 2.

В популяциях рек Сережи, Керженца, Ветлуги все сложные соцветия имели одну боковую кисть, в то время как в популяциях р. Тешы 1.8% растений со сложной кистью имели две боковые кисти, р. Пьяны 6.3%, а в популяции р. Мокши 62.8% растений со сложным соцветием имели одну боковую кисть, 24.8 — две, 12.4% — три.

ТАБЛИЦА 5

Характеристика двух первых мутовок центральной кисти соцветий стрелолиста обыкновенного по числу пестичных цветков (процент растений популяций, содержащих определенное число пестичных цветков в мутовках)

Местообитание популяции (река)	Число пестичных цветков						
	в первой мутовке				во второй мутовке		
	1	2	3	>3	1	2	3
Простое соцветие							
Сережа	3.9	12.8	83.3	—	21.9	0.6	11.7
Керженец	4.8	13.7	81.5	—	25.1	14.4	16.4
Теша	2.9	10.9	86.2	—	23.3	5.1	—
Мокша	—	17.5	79.3	3.2	28.6	22.2	19.0
Пьяна	—	5.2	93.1	1.7	3.4	—	1.7
Ветлуга	7.4	38.5	54.1	—	1.6	0.8	—
Среднее . . .	4.0	17.0	78.7	0.3	17.4	3.8	8.3
Сложное соцветие							
Сережа	—	84.3	15.7	—	22.3	—	46.3
Керженец	3.1	72.4	24.5	—	4.6	20.1	10.7
Теша	7.1	76.8	16.1	—	25.0	28.6	1.8
Мокша	6.6	43.0	28.1	22.3	7.4	10.7	67.8
Пьяна	26.7	53.3	20.0	—	6.7	—	—
Ветлуга	—	83.3	16.7	—	16.5	—	—
Среднее . . .	6.4	63.9	21.7	8.0	13.7	10.9	37.4
Среднее по всем популяциям	4.5	26.4	67.3	1.8	16.6	5.2	14.1

Как было показано выше, все мутовки стрелолиста обыкновенного могут содержать различное число пестичных и тычиночных цветков. Было интересно сравнить отдельные популяции по частоте встречаемости соцветий, имеющих определенное число тех или иных цветков в разных мутовках простых и сложных соцветий.

Анализ табл. 5 показывает, что во всех популяциях в первой мутовке простого соцветия один пестичный цветок содержится у 4.0%, два — у 17.0, три — у 78.7 и больше трех — у 0.3% растений. Во второй мутовке один пестичный цветок имеется у 17.4% растений, два — у 3.8, три — у 8.3%. У остальных растений (70.5%) эта мутовка имеет только тычиночные цветки. Максимальное число растений в первой мутовке имеет три пестичных цветка во всех исследованных популяциях. Интересно отметить, что в популяциях рек Мокши и Пьяны нам не встретились растения с одним пестичным цветком в первой мутовке, но зато были обнаружены особи, формирующие в ней более трех цветков. Большинство растений во второй мутовке имеет один пестичный цветок. В популяциях рек Теши и Ветлуги не оказалось растений с тремя пестичными цветками, а в популяциях р. Пьяны — с двумя.

В первой мутовке простых соцветий тычиночные цветки встречаются редко: лишь 14.6% растений содержат в этой мутовке один цветок и 3.2% растений — два (табл. 6). Во второй мутовке число тычиночных цветков не превышает трех, за исключением 1.7% растений популяции р. Пьяны. Большинство вторых мутовок простого соцветия имеет три цветка (70.2% растений), гораздо реже — два (19.7%) и еще реже — один (6%). У растений со сложным соцветием в популяциях рек Мокши и Пьяны появляются особи с тремя тычиночными цветками в первой мутовке. Во второй мутовке тычиночные цветки присутствуют в соцветиях лишь у 66.5% растений, половина из которых имеет три тычиночных цветка. Отдельные популяции растений имеют иную картину распределения тычиночных цветков во второй мутовке. Так, все исследованные растения со сложным соцветием из популяции рек Пьяны и Ветлуги имеют во второй мутовке тычиночные цветки (большинство соцветий содержит три цветка), в то время как в популяции р. Мокши только 32.1%. Третья мутовка обычно имеет три тычиночных цветка, но в популяции р. Мокши 24% растений со сложным соцветием содержат только пестичные цветки.

Стрелолист обыкновенный может размножаться как вегетативным, так и половым путем. Второй способ размножения имеет принципиально важное значение в повышении эволюционной пластичности вида и в освоении новых ареалов. В связи с этим уровень семенной продуктивности различных половых форм соцветий растений может служить показателем их значения в воспроизводстве популяции в целом. Для учета этого показателя в окрестностях г. Арзамаса осенью собирали семена с растений, имеющих различные типы соцветий. В табл. 7 приведены суммарные данные за два года по двум группам соцветий: простым и сложным. Каждый половой тип растений был представлен не менее чем 10 особями.

Анализ табл. 7 показывает, что у простых соцветий пестичные цветки первой мутовки образуют больше семян, чем второй. Число цветков в мутовках существенно не влияет на семенную продуктивность одного цветка, если оно не превышает трех. В целом чем больше цветков в мутовке, тем выше и семенная продуктивность при условии, если в мутовке не более трех пестичных цветков. Пестичные цветки в сложных соцветиях образуют значительно меньше семян, чем в простых, при этом важно отметить высокую вариабельность этого показателя семенной продуктивности. По мере увеличения числа пестичных цветков в мутовках сложных соцветий их семенная продуктивность значительно снижается. Известно, что у высших растений изменчивость различных морфолого-анатомических признаков неодинакова. Так, естественный отбор у многих видов растений направлен на стабилизацию размера цветка, размера и веса семян (Жученко, 1980). У стрелолиста обыкновенного вес семян имеет очень широкую амплитуду изменчивости: семена из простых соцветий крупнее, чем из сложных; семена первой мутовки превосходят по размеру семена второй. Вероятно, половая структура соцветия и вес семян каким-то образом коррелируют между собой. На основании данных табл. 7 были вычислены семенная

ТАБЛИЦА 6

Характеристика двух первых мутовок центральной кисти соцветий стрелолиста обыкновенного по числу тычиночных цветков (процент растений популяции, содержащих определенное число тычиночных цветков в мутовках)

Местообитание популяции (река)	Число тычиночных цветков					
	в первой мутовке			во второй мутовке		
	1	2	3	1	2	3
Простое соцветие						
Сережа	13.4	3.9	—	5.9	22.5	65.7
Керженец	17.2	1.4	—	10.6	35.1	54.3
Теша	10.2	0.7	—	5.8	24.1	69.3
Мокша	15.9	3.2	—	17.5	28.6	30.1
Пьяна	6.9	—	—	1.7	3.4	93.2
Ветлуга	21.7	5.7	—	2.4	5.7	91.9
Среднее	14.6	3.2	—	6.0	19.7	70.2
Сложное соцветие						
Сережа	67.8	22.3	—	30.6	22.8	26.4
Керженец	40.3	34.4	—	15.5	20.6	36.4
Теша	33.9	17.8	—	30.3	19.6	44.6
Мокша	27.3	33.9	5.8	10.7	7.4	14.0
Пьяна	26.6	27.5	6.7	—	6.7	93.3
Ветлуга	16.5	50.5	—	—	16.5	83.5
Среднее	39.7	28.1	2.7	18.2	14.9	33.4
Среднее по всем популяциям . .	19.6	8.2	0.5	8.4	18.7	62.8

ТАБЛИЦА 7

Зависимость семенной продуктивности пестичных цветков от порядка расположения мутовки в соцветии и числа пестичных цветков в ней

Порядок мутовки	Число цветков в мутовке	Число семян, образуемых				Вес 1000 семян в соцветии	
		одним цветком		всеми цветками мутовки			
		в соцветии				простом	сложном
		в простом	в сложном	в простом	в сложном		
Первая	1	368 ±32	274 ±44	368	274	1.99 ±0.08	1.21 ±0.14
	2	446 ±24	215 ±31	892	430	2.05 ±0.07	1.09 ±0.15
	3	412 ±11	184 ±28	1236	552	1.97 ±0.11	1.17 ±0.14
	>3	245 ±33	—	780	—	1.24 ±0.19	—
Вторая	1	305 ±20	209 ±34	305	209	1.57 ±0.08	1.05 ±0.09
	2	320 ±22	140 ±27	640	280	1.48 ±0.10	0.96 ±0.11
	3	284 ±11	88 ±29	852	264	1.54 ±0.07	0.87 ±0.12

продуктивность и вес 1000 штук семян для наиболее распространенных половых форм соцветий (табл. 8).

Из данных табл. 8 видно, что простые соцветия превосходят сложные по числу семян в соцветии и весу 1000 штук семян. В то же время семенная продуктивность соцветий не коррелирует со степенью их распространения в попу-

ляциях. Это говорит о том, что растения с определенной формой соцветия обладают еще какими-то важными биологическими преимуществами, которые и определяют их частоту встречаемости в изученных популяциях.

Таким образом, результаты исследований позволяют сделать заключение, что стрелолист обыкновенный является полиморфным видом по своей половой структуре соцветий. Конкретные экологические условия обитания определяют характерный набор растений с разными половыми формами соцветий. Различная

ТАБЛИЦА 8

Семенная продуктивность самых распространенных половых форм соцветий стрелолиста обыкновенного

Формула соцветия	Частота встречаемости ее во всех изученных популяциях, %	Число семян в соцветии	Вес 1000 семян, г
Простое соцветие			
3♀—3♂	38.3	1236	1.97
3♀—1♀ 2♂	12.9	1541	1.89
2♀ 1♂—3♂	8.7	892	2.05
3♀—3♀	5.3	2088	1.79
3♀—3♀ 1♂	4.0	2088	1.79
1♀ 2♂—3♂	2.2	368	1.99
Сложное соцветие			
2♀—3♂	1.6	430	1.09
2♀ 1♂—1♀ 2♂	1.5	639	1.07
2♀ 2♂—3♂	1.5	430	1.09
3♀ 1♂—3♀	1.3	816	1.07
2♀ 1♂—3♂	1.1	430	1.09
3♀—2♀ 1♂	1.0	832	1.10
2♀—1♀ 2♂	1.0	639	1.07

приспособленность таких растений к меняющимся условиям среды, вероятно, создает такую морфофизиологическую структуру популяций, которая при любых изменениях внешней среды гарантирует ей высокую продуктивность семян. Собранный материал показывает, что характеристика половой структуры соцветий стрелолиста обыкновенного, приводимая в ботанической литературе («Флоры», «Определители»), не отражает реальной картины характера сексуализации этого вида растений. При описании стрелолиста обыкновенного в изученном нами районе следует делать особую оговорку о высокой полиморфности этого вида в отношении половой структуры соцветий. Вероятно, и в других регионах обитания этого вида эта биологическая характеристика нуждается в уточнении и изучении.

ЛИТЕРАТУРА

- Жученко А. А. Экологическая генетика культурных растений. Кишинев: Штиинца, 1980. 587 с. — Кордюм Е. Л., Глуценко Г. И. Цитозембриологические аспекты проблемы пола покрытосеменных. Киев: Наук. думка, 1976. 198 с. — Маевский П. Ф. Флора средней полосы европейской части СССР, Л.: Колос, 1964. 881 с. — Сидорский А. Г., Деев С. В. Изменение направленности половой дифференциации стрелолиста обыкновенного, ежеголовников прямого и всплывшего от верховья до устья реки Сereжи. — Экология, 1981, № 6, с. 88—90. — Федоров А. А., Артюшенко З. Т. Атлас по описательной морфологии высших растений. Соцветие. Л.: Наука, 1979. 295 с. — Цвелев Н. Н. Сем. *Alismataceae* Vent. — Частуховые. — В кн.: Флора европейской части СССР, т. 4. Л.: Наука, 1979, с. 156—167. — Цвелев Н. Н. Семейство частуховые. — В кн.: Жизнь растений, т. 6. М.: Просвещение, 1982, с. 12—17. — Singh V., Sattler R. Nonspiral androecium and gynoecium of *Sagittaria latifolia*. — Canad. J. Bot., 1973, vol. 51, N 6, p. 1093—1095.

Арзамасский государственный педагогический институт им. А. П. Гайдара.

Получено 18 XII 1982.

S U M M A R Y

It has been established that according to the sexual structure of inflorescences all the studied populations of *Sagittaria sagittifolia* are polymorphic. Besides various modifications of the main sex type of simple inflorescence, there are several sexual forms of a verticillate panicle. Each population contains a large number of sexual forms of inflorescences, some of which being common forms for all populations, others — only for a few of them, whereas still third others are found only in one local population. The description of sexual structure is given for the most common forms. It has been concluded that the characteristics of the sexual structure of inflorescences usually listed in botanical literature, does not actually reflect the distribution of the sex forms of inflorescence of this species in the region studied.

УДК 539.22 : 581.9 : 627.15 (282.251.1)

Е. П. Прокопьев

К ИЗУЧЕНИЮ СТРУКТУРЫ РАСТИТЕЛЬНОГО ПОКРОВА ПОЙМ (НА ПРИМЕРЕ ПОЙМЫ РЕКИ ИРТЫШ)

E. P. PROKOPYEV. TO THE STUDY OF THE FLOOD-PLAIN VEGETATION COVER (WITH
SPECIAL REFERENCE TO THE IRTYSH RIVER FLOOD-PLAIN)

Обсуждается один из подходов к изучению структуры растительного покрова, основанный на многорядной классификации территориальных единиц растительности, в которой фитоценозы объединяются по принципу территориальной общности в гетерогенные фитоценохоры разной сложности (для каждого ранга фитоценохор строятся ряды их типизации). Для поймы Иртыша предложены система единиц классификации фитоценохор топологической размерности, а также система признаков, диагностирующих эти единицы.

Растительный покров Земли имеет сложную пространственную структуру изучение которой важно с теоретической и практической точек зрения. В качестве элементов структуры растительного покрова выступают так называемые топографические (Gams, 1918), или территориальные (Раменский, 1924; Рачковская, 1963; Исаченко, 1966, и др.) единицы, т. е. такие, которые занимают определенную площадь, имеют строго фиксированные границы и могут быть нанесены на карту соответствующего масштаба (Александрова, 1969; Мазинг, 1969). Территориальные единицы (ТЕ) бывают разного объема и разной степени сложности. Одной из основных и простейших ТЕ является фитоценоз.¹ По принципу территориальной общности фитоценозы объединяются в более сложные ТЕ вплоть до глобального сочетания фитоценозов, называемого фитостромой (Высоцкий, 1925), фитосферой (Сочава, 1944), или растительным покровом Земли (Лавренко Е. М., 1965).

Главной причиной структурного расчленения растительного покрова на ТЕ является неоднородность физико-географической среды, поэтому ТЕ растительности в целом обнаруживают достаточно хорошее соответствие определенным почвенным, экологическим и ландшафтным ТЕ, хотя полное совпадение их границ обычно не наблюдается (Мазинг, Трасс, 1963; Грибова, Исаченко, 1972; Фридланд, 1972; Сочава, 1979). Кроме того, определенную роль в формировании ТЕ растительности играют, по-видимому, специфические воздействия на среду эдификаторных ценопопуляций (Лопатин, 1958), а также влияние на растительный покров животных и человека.

Изучение ТЕ растительного покрова имеет давнюю историю (Дохман, 1959; Грибова, Исаченко, 1972) и восходит своими истоками к работам J. Lutenz (1859, цит. по: Александрова, 1969), A. Kerner (1863), И. Г. Борщова (1865). Однако глубокое осознание значения идеи ТЕ началось лишь в последние десятилетия в связи с интенсивной разработкой теории и практики геоботанического картографирования.

Изучение ТЕ растительности издавна ведется по двум основным направлениям (Мазинг, 1969; Грибова, Исаченко, 1972): типизации, при которой выделяются типологические единицы на основе общности или сходства признаков, повторяющихся в разных ТЕ; районированию (включая и так называемое дробное районирование), при котором выделяются индивидуальные ТЕ разного

¹ Самой мелкой ТЕ, по В. Д. Александровой (1969), является микрогруппировка.

объема и сложности на основе неповторимых, характерных только для данной ТЕ признаков. При этом в настоящее время мелкие ТЕ изучают и систематизируют в основном путем типизации, а крупные — путем районирования. Между тем «любая единица растительного покрова, любой величины и любого ранга имеет как повторяющиеся, общие признаки (свойственные всему определенному классу единиц), так и индивидуальные, частные (свойственные только ей) признаки. Поэтому теоретически можно типологический и региональный принципы использовать для классификации выделов любой величины» (Мазинг, 1969 : 73). Другое дело, что мелких ТЕ выделяется много в любом географическом районе, поэтому индивидуальное изучение их затруднительно и часто нецелесообразно, а типизация позволяет свести все их многообразие к ограниченному числу типов, которые получают обобщенную характеристику и в дальнейшем используются в теоретических и практических целях; напротив, сравнительно небольшое число крупных ТЕ доступно для индивидуального изучения, и поэтому типизация их при решении многих задач не является необходимой.

Ряд геоботаников (Мазинг, 1969; Сочава, 1972, и др.) вполне справедливо относят оба аспекта изучения и систематизации ТЕ к проблеме классификации растительности, понимая последнюю достаточно широко. Особенно четко эта идея была реализована в последних работах В. Б. Сочавы (1972, 1978, 1979 и др.), обосновавшего принцип двурядной системы классификации растительности. Исходя из представления о присущих растительному покрову двух противоположных свойствах — гомогенности и разноточности, он строит следующие два ряда классификации: 1) ряд гомогенных единиц-фитоценозов, в основании которого располагается фитоценоз, а последующие члены ряда (ассоциация, группа ассоциаций, формация и т. д.) получают путем типизации фитоценозов; ряд фитоценозов поэтому можно назвать рядом типизации; 2) ряд гетерогенных единиц-фитоценохов, в основании которого располагается элементарная гетерогенная фитоценохора (элементарное сочетание фитоценозов и их фрагментов), а последующие члены ряда (микрофитоценохора, геоботанический район, геоботанический округ и т. д.) получают путем территориального объединения (интеграции) элементарных фитоценохов в более крупные; данный ряд можно назвать рядом интеграции. Каждый ряд классификации по признаку размерности единиц подразделяется на 3 порядка: топологический, региональный, планетарный.

В такой широкой трактовке классификации растительности особого внимания заслуживает содержащаяся в ней идея связи классификации растительности с познанием ее структуры. Однако для полной реализации данной идеи, на наш взгляд, целесообразно соединить друг с другом ряды типизации и интеграции Сочавы (1972), поместив фитоценоз в начало ряда интеграции и построив для каждой ТЕ этого ряда особые ряды их типизации. В результате получится многорядная система классификации, которая будет хорошо отражать структуру растительного покрова. В настоящее время многорядная система классификации еще не может быть реализована во всех своих звеньях. Геоботаники разработали систему типологических единиц пока лишь для фитоценозов. Предпринимаются попытки типизировать другие ТЕ топологического уровня;² совершенно не изучен вопрос типизации ТЕ региональной и планетарной размерностей.

При изучении структуры растительного покрова речных пойм приходится иметь дело с ТЕ топологической размерности, которым посвящена довольно обширная литература и в наименовании которых в настоящее время наблюдается большой разноточ.³ Из всего разнообразия имеющихся терминов, на наш взгляд, самым универсальным является «фитоценохора», предложенный Сочавой (1968). Этот термин краток, хорошо отражает сущность ТЕ, приложим к единицам разного объема и может употребляться в качестве общего для обозначения ТЕ любого ранга.⁴

² По-видимому, первая попытка построения такой классификации принадлежит З. В. Карамышевой и Е. И. Рачковской (1968).

³ Сопоставление наименований и понятий ТЕ топологической размерности дано в работе С. А. Грибовой и Т. И. Исаченко (1972).

⁴ В последних своих работах Сочава (1972, 1979) фитоценохорами называет лишь гетерогенные ТЕ, образованные сочетаниями фитоценозов: мы предлагаем вернуться к более ран-

При классификации гетерогенных фитоценозов топологической размерности чаще всего используются следующие признаки: 1) размеры и степень сложности фитоценозов (Ларин, 1926; Келлер, 1933; Левина, 1953, 1958; Дохман, 1954; Исаченко, 1966; Сочава, 1972, и др.); 2) структуру фитоценозов, обусловленную характером взаимного расположения компонентов (Алехин, 1923—1924; Келлер, 1933; Глумов, 1948; Левина, 1953; Дохман, 1954; Ниценко, 1960; Галкина, 1961; Рачковская, 1963; Виноградов, 1966а; Грибова, Исаченко, 1972; и др.); 3) состав и количественные соотношения компонентов фитоценозов (Богдановская-Гиенэф, 1946; Ниценко, 1960; Карамышева, Рачковская, 1962; Виноградов, 1966а, б, и др.); 4) типы преобладающих или индикаторных сообществ (Цинзерлинг, 1938; Кац, 1941; Быков, 1953; Левина, 1964; Гуричева, 1965; Липатова, 1971; Миркин, 1975); 5) основные факторы, обуславливающие дифференциацию структуры фитоценозов и основные экологические типы доминирующих растений (Рачковская, 1963; Левина, 1964; Гуричева, 1965; Виноградов, 1966а, б; Грибова, Исаченко, 1972); 6) приуроченность фитоценозов к определенным типам ландшафтов или местообитаний (Тюремнов, 1949; Галкина, 1959; Карамышева, 1960а, б; Виноградов, 1964; Куваев, 1968; Ильина, 1968а; Тимофеев, 1970б; Миркин, 1971, и др.).

Растительный покров речных пойм очень специфичен, что проявляется прежде всего в значительной его пестроте, динамичности и в особых формах сочетания фитоценозов. При изучении его структуры наметилось несколько подходов. Первый, идеи которого высказывались В. В. Алехиным (1923—1924), основывается на выделении и классификации экологических рядов пойменной растительности. Второй, впервые примененный в нашей стране для изучения растительности речных долин М. И. Крашенинниковым (1922) и широко использованный Сочавой (1960, 1962 и др.), заключается в выявлении и систематизации эколого-генетических (сукцессионных, эколого-динамических) рядов. Несмотря на то что в поймах рек экологические и эколого-генетические ряды обычно совпадают в том смысле, что любой экологический ряд является фиксированным в пространстве сукцессионным (Ильина, 1968б; Липатова, 1971; Миркин, 1971), данные категорий отражают разные аспекты структуры растительного покрова: экологические — пространственную, а эколого-генетические — временную, и в этом плане они должны различаться. Близко к эколого-генетическому подходу стоят приемы анализа структуры растительного покрова речных долин, разрабатываемые В. Е. Тимофеевым (1970а, 1971а, б и др.). Суть их заключается в выделении элементарных гетерогенных фитоценозов (структурных элементов), связанных с элементарными формами пойменного рельефа, и в объединении фитоценозов в эволюционные ряды.

Интересная попытка классификации крупных фитоценозов растительного покрова речных пойм сделана в работах Б. М. Миркина (1975; Миркин и др., 1980), который развивает представления о «мезотипе» и «макротипе» пойменной растительности, выделяемых на основе учета изменений факторов среды и растительного покрова по поперечному и продольному профилям реки.

Анализ литературы по структуре растительного покрова речных пойм (Крашенинников, 1922; Алехин, 1923—1924; Еленевский, 1936; Виноградов, 1940; Шенников, 1941; Жудова, 1960; Сочава, 1960, 1962; Грибова, Карпенко, 1964; Гуричева, 1965; Гуричева, Рачковская, 1965; Исаченко, 1967; Куваев, 1968; Ильина, 1968б, 1976; Тимофеев, 1970а, 1971а, 1973; Матвеев, 1970; Миркин, 1971, 1975; Миркин и др., 1980; Липатова, 1971; Шиллов, 1971; Лавренко Н. Н., 1974, и др.) показывает, что к настоящему времени пока еще не разработана система ТЕ, которая позволяла бы проводить картирование растительного покрова речных пойм в разных масштабах. Эта проблема возникла при изучении структуры растительного покрова поймы Иртыша, и данная статья является попыткой разрешить ее хотя бы предварительно.

При разработке системы ТЕ для поймы Иртыша мы исходили из следующих соображений.

1. Хотя пойменная растительность очень специфична, тем не менее изучение ее структуры должно основываться на тех же принципах, что и изучение ней его фактовке этого понятия (Сочава, 1968) и называть фитоценохорой любую ТЕ, в том числе и фитоценоз.

внепойменной растительности. Мнение о том, что для отражения специфики структуры растительного покрова речных долин нужны особые понятия (Тимофеев, 1970а; Миркин, 1975), нам кажется крайним. 2. Классификация фитоценохор должна быть многорядной, так как она позволит в полной мере использовать принципы территориальной интеграции и типизации фитоценохор. 3. Классификация фитоценохор должна основываться по возможности на большем числе указанных выше признаков растительности и среды, которые необходимо выявлять в процессе разностороннего анализа растительного покрова (в том числе и в процессе анализа экологических и эколого-генетических рядов). 4. Структура растительного покрова — явление масштабное и не может быть познано вне масштаба, поэтому при классификации фитоценохор необходимо учитывать их размерности, что является одним из важнейших признаков любой фитоценохоры (Сочава, 1972, 1979).

Классификация фитоценохор поймы Иртыша проводилась в 2 этапа. На первом строился ряд интеграций (территориального объединения) фитоценохор. Этот ряд обуславливается дифференциацией физико-географической среды на неодинаковые по размерам и сложности структуры ландшафтные единицы, хорошо коррелирующие с различными формами рельефа и которым соответствуют определенные категории местообитаний и определенные ранги фитоценохор. В пределах топологической размерности, кроме фитоценоза, принято различать (Исаченко, 1966; Александрова, 1969) еще 3 ранга (уровня интеграции) гетерогенных ТЕ: микро-, мезо- и макрофитоценохоры,⁵ которые разграничиваются по их принадлежности к микро-, мезо- и макроформам рельефа. Некоторые разногласия возникают лишь в понимании объема макрофитоценохоры: одни авторы (Исаченко, 1966; Александрова, 1969) приравнивают ее к объему геоботанического района, другие (Сочава, 1972, 1979) — к объему геоботанического округа, а третьи (Куваев, 1968) помещают данную единицу между мезофитоценохорой и геоботаническим районом. Мы разделяем последнюю точку зрения и считаем, что, во-первых, во избежание терминологической путаницы не следует употреблять термин «макрофитоценохора», в смысле уже установившихся понятий геоботанических района или округа и, во-вторых, между мезофитоценохорой и геоботаническим районом существует большой разрыв и нередко возникает необходимость выделения ТЕ промежуточного ранга.

Пойма любой достаточно крупной равнинной реки (в том числе и Иртыша) расчленяется на следующие разномасштабные формы рельефа: 1) геоморфологически однотипные отрезки продольного профиля поймы, 2) пойменные массивы, 3) эколого-генетические зоны поймы (приусловая, центральная, притеррасная), 4) морфологически однотипные участки эколого-генетических зон поймы, 5) элементарные формы пойменного рельефа (гивы, ложбины и т. д.), 6) части элементарных форм рельефа (вершины гив, верхние части склонов гив и т. д.). Большинство перечисленных форм рельефа издавна используют геоботаники при изучении распределения растительных сообществ в пространстве речных пойм. Исключение составляет лишь пойменный массив — понятие, которое до самого последнего времени не привлекалось при изучении растительного покрова. Предложенное гидрологами, оно определяется как «изолированный участок поймы, выделенный более или менее четкими границами (например, русло основной реки, незатопляемый склон долины, пойменный проток и т. д.) и обладающий гидроморфологической целостностью» (Попов, 1973 : 24). Примерами пойменных массивов являются русловой остров, участок поймы, заключенный в излучине меандрирующей реки, и т. п. Их существование связано с эрозионно-аккумулятивной деятельностью речного потока, в результате которой пойменные массивы зарождаются в виде островов-осередков или причленившихся к береговым склонам речной долины побочней-перекатов; в процессе развития излучин они сначала увеличиваются в размерах, а затем могут подвергнуться эрозии вплоть до полного размыва. По мере усложнения геоморфологической структуры пойменного массива усложняется и структура его растительного покрова. Таким образом, пойменный массив — одна из наиболее дискретных (с четкими

⁵ Т. И. Исаченко (1966), выделившая данные ранги ТЕ, называет их микро-, мезо- и макрокомбинациями.

границами) ландшафтных единиц, которая обладает генетическим единством и территориальной целостностью, поэтому его растительный покров вполне отвечает понятию «фитоценохора».

Ряд форм пойменного рельефа, указанный выше, обуславливает в предлагаемой классификации 6-членный ряд фитоценохор разных рангов, для определения которых необходимо было оценить размерность соответствующих им форм рельефа. При этом возникли некоторые затруднения, связанные с тем, что в конкретных случаях одни и те же формы пойменного рельефа имеют неодинаковые размеры.⁶ Прежде всего это относится к пойменному массиву. В гидрологической литературе (Попов, 1969) он рассматривается как макроформа рельефа, а географы (Петров, 1979) относят его к комплексной мезоформе рельефа. Между тем совершенно ясно, что даже один и тот же пойменный массив (и тем более разные), находясь на разных стадиях развития (начиная от их зарождения и кончая полной сформированностью и последующей эрозией), может относиться к разным по размерам и сложности формам рельефа, а его растительный покров будет представлять фитоценохоры разных рангов. Молодые и усеченные боковой эрозией пойменные массивы могут быть представлены либо одной элементарной формой рельефа (например, только что зародившийся остров-осередок), либо вполне сформированной эколого-генетической зоной, либо ее частью; развитые включают несколько эколого-генетических зон поймы. Размерность молодых и эродированных пойменных массивов будет соответствовать размерности элементарных форм рельефа, или морфологически однородных участков эколого-генетических зон, или самих эколого-генетических зон, а размерность развитых будет на порядок выше размерности последних.

Размеры элементарных форм рельефа, эколого-генетических зон и геоморфологически однотипных отрезков продольного профиля поймы варьируют у разных рек и на разных участках одной и той же реки. Но, несмотря на условность границ между микро-, мезо- и макрорельефом, для более или менее развитых речных пойм (в том числе и для поймы Иртыша) можно принять следующие условия: элементарные формы рельефа относятся к простому микрорельефу, однотипные участки эколого-генетических зон — к сложному, эколого-генетические зоны — к мезорельефу, развитые пойменные массивы — к макрорельефу; размерность геоморфологически однотипных отрезков продольного профиля поймы превышает категорию пойменного макрорельефа. В соответствии с такой градацией размеров форм рельефа в пойме Иртыша мы выделим следующие ранги фитоценохор (табл. 1): фитоценоз, простая микрофитоценохора, сложная микрофитоценохора, мезофитоценохора, макрофитоценохора и геоботанический район, которые в указанной последовательности образуют классификационный ряд интеграции.

На втором этапе проводили типизацию фитоценохор интеграционного ряда.

ТАБЛИЦА 1

Соответствие ТЕ растительности формам рельефа и масштабы картирования
ТЕ в пойме Иртыша

Форма рельефа	ТЕ растительности	Масштабы картирования ТЕ
Часть элементарной формы	Фитоценоз	1 : 2500 и крупнее
Элементарная форма	Простая микрофитоценохора	1 : 2500—1 : 10 000
Морфологически однотипный участок эколого-генетической зоны	Сложная микрофитоценохора	1 : 10 000—1 : 50 000
Эколого-генетическая зона поймы		1 : 50 000—1 : 250 000
Развитый пойменный массив	Мезофитоценохора	
Геоморфологически однотипный отрезок продольного профиля поймы	Макрофитоценохора	1 : 250 000—1 : 1 000 000
	Геоботанический район	Мельче 1 : 1 000 000

⁶ Данное обстоятельство побудило Миркина (1975) рассматривать «мезотипы» и «макротипы» пойменной растительности в качестве не масштабных ТЕ.

Не обсуждая вопросов типизации фитоценозов и геоботанических районов⁷ и объединив простые и сложные микрофитоценохоры, которые типизируют по одним и тем же признакам, мы предлагаем следующую систему типологических единиц: классы, подклассы, группы типов, типы и подтипы макро-, мезо- и микрофитоценохор.⁸ В табл. 2 приведены признаки типизации фитоценохор. Классы фитоценохор отражают черты пространственной структуры растительного покрова в разных масштабах, а подклассы — экологическую обусловленность этой структуры. Группы типов макро- и мезофитоценохор, выделяемые по типам эколого-генетических макро- и мезорядов, акцентируют внимание на временном аспекте структуры. Дело в том, что эколого-генетические макро- и мезоряды характеризуют определенные этапы сукцессионного процесса растительных сообществ, а типы этих рядов мы устанавливаем по «узловым» классам и группам ассоциаций, под которыми понимаем относительно устойчивые (вплоть до субклимаксовых) классы и группы, завершающие сукцессионный процесс на положительных и отрицательных формах рельефа конкретных пойменных массивов и эколого-генетических зон поймы.

ТАБЛИЦА 2
Признаки типизации макро-, мезо- и микрофитоценохор поймы Иртыша

Таксон	Макрофитоценохоры	Мезофитоценохоры	Микрофитоценохоры
Класс	Сложность структуры, обусловленная особенностями макрорельефа	Сложность структуры, обусловленная особенностями мезорельефа	Сложность структуры и характер расположения компонентов, обусловленные особенностями микрорельефа
Подкласс	Наличие или отсутствие ступени древней поймы	Принадлежность к эколого-генетическим зонам поймы	Основные экологические факторы, дифференцирующие структуру микрофитоценохор
Группа типов	Типы эколого-генетических макрорядов	Типы эколого-генетических мезорядов	Амплитуды экологических микрорядов
Тип	Преобладающие и специфичные классы ассоциаций и специфичные мезофитоценохоры	Преобладающие и специфичные группы ассоциаций и специфичные микрофитоценохоры	Определенный состав ассоциаций и экологическая амплитуда сообществ внутри микроряда
Подтип	Наборы классов ассоциаций и соотношение их площадей (%)	Наборы групп ассоциаций и соотношение их площадей (%)	Наборы ассоциаций и соотношение их площадей (%)

В типах и подтипах макро- и мезофитоценохор выявляются самые общие черты состава растительных сообществ, так как первые выделяются по преобладающим и специфичным классам и группам ассоциаций, а вторые — по общему набору классов и групп и соотношению их площадей. При этом к специфичным классам и группам ассоциаций мы относим прежде всего «узловые» классы и группы, не вошедшие в разряд преобладающих, а также некоторые другие классы и группы ассоциаций (и фитоценохоры), характерные для данных типов и подтипов макро- и мезофитоценохор.

Группы типов, типы и подтипы микрофитоценохор вскрывают детали эколого-фитоценозического разнообразия и структуры растительного покрова. По наиболее важным признакам экологических микрорядов, соответствующих

⁷ Типизация фитоценозов поймы Иртыша рассмотрена в других публикациях автора (Прокопьев, 1980, 1982), а ограниченное число геоботанических районов данной поймы исключает возможность их классификации.

⁸ Такие категории фитоценохор, как комплексы, микропоясные ряды и серии, различаемые рядом авторов (Рачковская, 1964; Исаченко, 1967; Гуричева и др., 1967; Грибова, Исаченко, 1972, и др.), по нашей классификации окажутся в разных классах и подклассах микрофитоценохор.

микрофитоценохорам, мы выделяем следующее: в группах типов принимается во внимание амплитуда (эколого-фитоценотический диапазон) микрорядов, которая отражает принадлежность ассоциаций, образующих экологические микроряды, к определенным типам растительности; типы микрофитоценохор соответствуют типам экологических рядов (в данном случае микрорядов) в понимании Н. П. Гуричевой с соавторами (1967) с определенными составом и эколого-фитоценотическим своеобразием ассоциаций; подтипы микрофитоценохор выделяются по набору ассоциаций и соотношению их площадей, соответствуют вариантам типов экологических микрорядов и отражают наиболее детальные черты состава и структуры растительного покрова.

Таким образом, единицы классификации фитоценохор отражают с разной степенью детальности черты пространственной структуры, динамические тенденции, экологическую обусловленность и фитоценотический состав растительного покрова поймы Иртыша.

Очень трудным оказалось дать название единицам классификации фитоценохор. Мы придерживались следующих принципов.

1. Названия единиц разного ранга должны строиться по-разному (Дохман, 1936, 1940; Грибова, Исаченко, 1972). 2. Названия типологическим единицам фитоценохор крупнее фитоценоза лучше давать не по отдельным видам (доминантам или детерминантам), как это делает Миркин (1971, 1975; Миркин и др., 1980), а по растительным сообществам, как поступают многие геоботаники (Гуричева, 1965; Ильина, 1968а; Липатова, 1971, и др.): хотя второй способ наименования и уступает первому в лаконичности, но названия по растительным сообществам более информативны и лучше отражают суть фитоценохор. 3. В названия крупных единиц классификации фитоценохор желательно вводить указания на характерные признаки среды (экологические, ландшафтные, географические), что предлагают многие авторы (Гуричева, 1965; Кузаев, 1968; Липатова, 1971; Миркин, 1971, 1975; Тимофеев, 1971а, б, и др.). 4. При полном наименовании любой единицы классификации фитоценохор указывается ее принадлежность к единицам более крупных рангов. Исходя из этих установок, мы строили название каждой единицы классификации путем раскрытия содержания тех признаков, по которым она выделялась.

Ниже приводится фрагмент системы фитоценохор одного из геоботанических районов поймы Иртыша.⁹

Семипалатинский лесолугово-степной умеренно засоленный район проточно-островной предгорной поймы

Макрофитоценохоры¹⁰

А. Класс. Полночленные (ПЧ), представленные полным набором эколого-генетических зон поймы.

Б. Класс. Неполночленные (НПЧ), представленные двумя эколого-генетическими зонами поймы.

Б₁. Подкласс. НПЧ — разновозрастные (РВ), представленные ступенями современной и древней поймы.

Б₂. Подкласс. НПЧ — одновозрастные (ОВ), представленные современной поймой.

1. Группа типов. НПЧ—ОВ с эколого-генетическими макрорядами аллювиафитных лесов (*Salix alba*, *Populus nigra*, *P. alba*)¹¹ — гликофитных луговых степей (*Festuca pseudovina*, *Stipa pennata*, мезоксерофитное разнотравье) — гликофитных настоящих степей (*Festuca pseudovina*, *Stipa pennata*, *Koeleria cristata*, *Carex stenophylloides*).

⁹ Геоботаническое районирование поймы Иртыша выполнено в одной из работ автора (Прокопьев, 1978); в названия геоботанических районов включаются указания на географическое положение района, «узловые» (завершающие сукцессии) типы растительности обобщенного эколого-генетического ряда и геоморфологический тип поймы.

¹⁰ При наименовании групп типов, типов и подтипов макрофитоценохор в скобках приводятся основные доминанты классов ассоциаций; специфичные классы ассоциаций вводятся в название словами «с участием».

¹¹ Названия растений даны по С. К. Черепанову (1981).

II. Группа типов. НПЧ—ОВ с эколого-генетическими макрорядами аллювиафитных лесов (*Salix alba*, *Populus nigra*, *P. alba*) — гликофитных луговых степей (*Festuca pseudovina*, *Stipa pennata*, мезоксерофитное разнотравье).

1. Тип. НПЧ—ОВ гликофитных настоящих лугов (*Elystrigia repens*, *Bromopsis inermis*, *Poa pratensis*, *Alopecurus pratensis*, мезофитное разнотравье) — гликофитных остепненных лугов (*Festuca pseudovina*, *Bromopsis inermis*, *Poa angustifolia*, *Carex praecox*, ксеромезофитное разнотравье) с участием в центральной пойме гликофитных луговых степей (*Festuca pseudovina*, *Stipa pennata*, мезоксерофитное разнотравье), а в приустьевой пойме — аллювиафитных лесов (*Salix alba*, *Populus alba*, *P. nigra*).

2. Тип. НПЧ—ОВ гликофитных остепненных лугов (*Festuca pseudovina*, *Bromopsis inermis*, *Poa angustifolia*, *Carex praecox*, ксеромезофитное разнотравье) — гликофитных луговых степей (*Festuca pseudovina*, *Stipa pennata*, мезоксерофитное разнотравье) с участием в приустьевой пойме аллювиафитных лесов (*Salix alba*, *Populus nigra*, *P. alba*).

2а. Подтип. НПЧ—ОВ гликофитных остепненных лугов > 50% (*Festuca pseudovina*, *Bromopsis inermis*, *Poa angustifolia*, *Carex praecox*, ксеромезофитное разнотравье) — гликофитных луговых степей 10—25% (*Festuca pseudovina*, *Stipa pennata*, мезоксерофитное разнотравье) — аллювиафитных лесов 5—10% (*Salix alba*, *Populus nigra*, *P. alba*) — гликофитных настоящих лугов < 5% (*Elystrigia repens*, *Bromopsis inermis*, *Poa pratensis*, *Alopecurus pratensis*, мезофитное разнотравье).

2б. Подтип. НПЧ—ОВ гликофитных остепненных лугов 25—50% (*Festuca pseudovina*, *Bromopsis inermis*, *Poa angustifolia*, *Carex praecox*, ксеромезофитное разнотравье) — гликофитных луговых степей 10—25% (*Festuca pseudovina*, *Stipa pennata*, мезоксерофитное разнотравье) — гликофитных настоящих лугов 5—10% (*Elystrigia repens*, *Bromopsis inermis*, *Poa pratensis*, *Alopecurus pratensis*, мезофитное разнотравье) — аллювиафитных лесов 5—10% (*Salix alba*, *Populus nigra*, *P. alba*) — гликофитных сырых (*Carex vulpina*, *C. disticha*, *C. acuta*, *Phalaroides arundinacea*, *Poa palustris*; *Agrostis stolonifera*) и болотистых (*Carex atherodes*, *C. riparia*, *Phalaroides arundinacea*) лугов < 5%.

Мезофитоценохор¹²

А. Класс. Сложные (С), представленные фрагментами нескольких эколого-генетических зон поймы.

Б. Класс. Простые (П), представленные одной достаточно развитой эколого-генетической зоной поймы.

Б₁. Подкласс. П — приустьевой пойменные (ПрП).

Б₂. Подкласс. П — центрально-пойменные (ЦП).

I. Группа типов. П—ЦП с эколого-генетическими мезорядами *Alopecurus pratensis* настоящих лугов → *Peucedanum morisonii* + *Thymus marschallianus* луговых степей.

II. Группа типов. П—ЦП с эколого-генетическими мезорядами *Clematis integrifolia* остепненных лугов → *Thymus marschallianus* настоящих степей.

1. Тип. П—ЦП — *Peucedanum morisonii* и *Clematis integrifolia* остепненных лугов → *Peucedanum morisonii* + *Thymus marschallianus* луговых степей → *Thymus marschallianus* настоящих степей с участием простых поясно-дендритных водно-болотно-луговых микрофитоценохор.

2. Тип. П—ЦП — *Peucedanum morisonii* остепненных лугов с участием *Clematis integrifolia* остепненных лугов и *Thymus marschallianus* настоящих степей.

2а. Подтип. П—ЦП — *Peucedanum morisonii* остепненных лугов > 50% → *Clematis integrifolia* остепненных лугов 5—10% → *Thymus marschallianus* на-

¹² В названии единиц классификации мезофитоценохор рангом ниже подкласса введены латинские наименования групп ассоциаций, образованные от характерных видов индикаторных групп растений, диагностирующих данные группы ассоциаций (см.; Прокопьев, 1980); специфичные группы ассоциаций и микрофитоценохоры указываются после слов «с участием».

стоящих степей 5—10% → *Peucedanum morisonii* + *Thymus marschallianus* луговых степей < 5%.

26. Подтип. П—ЦП — *Peucedanum morisonii* остепненных лугов 25—50% → *Alopecurus pratensis* настоящих лугов 10—25% → *Clematis integrifolia* остепненных лугов 5—10% → *Peucedanum morisonii* + *Thymus marschallianus* луговых степей 5—10% → *Thymus marschallianus* настоящих степей < 5% → *Carex disticha* сырых лугов < 5%.

Микрофитоценохоры¹³

А. Класс. Сложные мозаичные (СМ).

Б. Класс. Простые поясные (ПП).

Б₁. Подкласс. ПП—аллювиальные (А).

Б₂. Подкласс. ПП—гидрогенные (Г).

I. Группа типов. ПП—Г—болотно-луговые (БЛ).

II. Группа типов. ПП—Г—луговые (Л).

1. Тип. ПП—Г—Л — *Herba mixta* + *Alopecurus pratensis* настоящих лугов — *Bromopsis inermis* + *Clematis integrifolia* остепненных лугов.

2. Тип. ПП—Г—Л — *Magno-Carices* + *Alisma plantago-aquatica* болотистых лугов — *Herba mixta* + *Alopecurus pratensis* настоящих лугов.

2а. Подтип. ПП—Г—Л — *Herba mixta* + *Alopecurus pratensis* настоящих лугов 25—50% — *Gramines* + *Carex disticha* сырых лугов 10—25% — *Magno-Carices* + *Alisma plantago-aquatica* болотистых лугов 10—25%.

2б. Подтип. ПП—Г—Л — *Herba mixta* + *Alopecurus pratensis* настоящих лугов > 50% — *Magno-Carices* + *Alisma plantago-aquatica* болотистых лугов 5—10%.

Мы понимаем, что предлагаемые нами приемы классификации и наименования фитоценохор растительного покрова речных пойм могут вызвать возражения и, по-видимому, эти вопросы нуждаются в дальнейшей разработке. Однако построенная на указанных принципах система фитоценохор удовлетворительно отражает сложную структуру растительного покрова поймы Иртыша, а единицы такой системы сравнительно легко выделяются в природе и могут быть отражены на картах соответствующего масштаба.

В заключение автор выражает глубокую благодарность Н. В. Матвеевой за большую помощь при подготовке рукописи настоящей статьи к печати.

ЛИТЕРАТУРА

- Александрова В. Д. Классификация растительности. Л.: Наука, 1969. 275 с. — Алексин В. В. Комплексы и построение экологических рядов ассоциаций. — Бюл. МОИП, отд. биол., 1923—1924, т. 32, № 1—2, с. 99—112. — Богдановская-Гиензф И. Д. О некоторых основных вопросах болотоведения. — Бот. журн., 1946, т. 31, № 2, с. 33—44. — Борщов И. Г. Материалы для ботанической географии Арало-Каспийского края. — Прилож. к т. 7 Зап. имп. Акад. наук, 1865. 190 с. — Быков Б. А. Геоботаника. Алма-Ата: Изд-во АН КазССР, 1953. 458 с. — Виноградов Б. В. Классификация и картирование сочетаний пустынной растительности Центральной Туркмении по материалам аэрофотосъемки. — В кн.: Опыт картирования растительности и почв по аэроснимкам. М.; Л.: Наука, 1964, с. 48—63. — Виноградов Б. В. Аэрометоды изучения растительности аридных зон, М.; Л.: Наука, 1966а. 361 с. — Виноградов Б. В. Картирование комплексов фрагментов растительных ассоциаций в полупустыне (М. 1 : 3000—1 : 100 000). — В кн.: Геоботаническое картографирование. М.; Л.: Наука, 1966б, с. 35—48. — Виноградов И. С. Система экологических рядов ассоциаций заливных лугов. — Сов. бот., 1940, № 1, с. 40—50. — Высоцкий Г. Н. Покрововедение. — Зап. Белорус. ин-та сельск. и лесн. хоз-ва, 1925, вып. 4, с. 151—159. — Галкина Е. А. Болотные ландшафты Карелии и принципы их классификации. — Тр. Карельск. фил. АН СССР, 1959, вып. 15, с. 3—48. — Галкина Е. А. Применение аэрометодов при изучении структуры элементов географического ландшафта (на примере болотных ландшафтов). — В кн.: Применение аэрометодов в ландшафтных исследованиях. М.; Л.: Изд-во АН СССР, 1961, с. 84—104. — Глумов Г. А. К вопросу о морфологической структуре почвенно-растительных комплексов: Тр. Пермск. с.-х. ин-та, 1948, вып. 12, с. 181—186. — Грибова С. А., Карпенко А. С. Карта растительности бас. Амура масштаба 1 : 300 000 и методы

¹³ В названиях единиц классификации микрофитоценохор рангом ниже группы типов включены латинские наименования ассоциаций, образованные от основных доминантов (подчеркнуты) и характерных видов индикаторных групп растений ланых ассоциаций (см.: Прокопьев, 1980).

ее составление. — В кн.: Геоботаническое картографирование. М.; Л.: Наука, 1964, с. 56—72. — *Грибова С. А., Исаченко Т. И.* Картирование растительности в стемочных масштабах. — В кн.: Полевая геоботаника, т. 4. Л.: Наука, 1972, с. 137—330. — *Гуричева Н. П.* О растительности природно-луговин. — В кн.: Биология и экология растений целинных районов Казахстана: Тр. БИН АН СССР, сер. 3 (Геоботаника), вып. 17. М.; Л.: Наука, 1965, с. 200—218. — *Гуричева Н. П., Карамышева З. В., Рачковская Е. И.* Опыт составления легенды к крупномасштабной карте растительности в условиях пустынно-степной полосы Казахстана. — В кн.: Геоботаническое картографирование. Л.: Наука, 1967, с. 57—67. — *Гуричева Н. П., Рачковская Е. И.* Псаммофитные и гемипсаммофитные варианты степной растительности в среднем течении р. Сарысу. — В кн.: Биология и экология растений целинных районов Казахстана: Тр. БИН АН СССР, сер. 3 (Геоботаника), вып. 17. М.; Л.: Наука, 1965, с. 181—199. — *Дозман Г. И.* О некоторых классификационных единицах комплексов. — Землеведение, 1936, т. 38, вып. 3, с. 294—326. — *Дозман Г. И.* О картировании комплексов. — Учен. зап. Моск. ун-та, 1940, т. 36, с. 195—208. — *Дозман Г. И.* Растительность Мугоджар. М.: Географиз, 1954. 236 с. — *Дозман Г. И.* К истории понятия комплекса. — Бюл. МОИП, отд. биол., 1959, т. 64, вып. 6, с. 117—119. — *Еленевский Р. А.* Вопросы изучения и освоения пойм. М.: Изд-во ВАСХНИЛ, 1936. 100 с. — *Жудова П. П.* Классификация растительности пойм в целях ее картографирования (на примере рек северо-западной Башкирии). — В кн.: Картография растительного покрова: Тез. докл. М., 1960, с. 50—52. — *Ильина И. С.* Динамический принцип построения легенды крупномасштабной геоботанической карты (на примере сухих степей Орского Зауралья). — В кн.: Геоботаническое картографирование. Л.: Наука, 1968а, с. 21—37. — *Ильина И. С.* Картографирование растительности поймы р. Оби на отрезке Ханты-Мансийск—Нижневартовское. — Докл. Ин-та геогр. Сибири и Дальнего Востока, 1968б, вып. 17, с. 12—19. — *Ильина И. С.* Обзорное картографирование растительности поймы р. Оби. — В кн.: Сиб. геогр. сборник, 1976, вып. 12. Новосибирск: Наука, 1976, с. 161—182. — *Исаченко Т. И.* Изучение и картографирование структуры растительного покрова. — Тез. докл. совещ., посвященного геобот. картированию и районированию. Рига, 1966, с. 36—41. — *Исаченко Т. И.* О картографировании серийных и микропоисных рядов в долинах и озерных котловинах. — В кн.: Геоботаническое картографирование. Л.: Наука, 1967, с. 42—57. — *Карамышева З. В.* Изучение природных первичных сукцессий на каменистых местообитаниях в растительном покрове степей и пустынь. — В кн.: Программно-методические записки по биоклиматическому и геоботаническому изучению степей и пустынь Центрального Казахстана. М.; Л.: Изд-во АН СССР, 1960а, с. 82—91. — *Карамышева З. В.* Формирование степной растительности на каменистых местообитаниях в Центрально-Казахстанском мелкосопочнике. — Бот. журн., 1960б, т. 45, № 8, с. 1185—1196. — *Карамышева З. В., Рачковская Е. И.* Опыт крупномасштабного геоботанического картирования (на примере растительности юго-западной части Центрально-Казахстанского мелкосопочника). — В кн.: Принципы и методы геоботанического картографирования. М.; Л.: Изд-во АН СССР, 1962, с. 54—63. — *Карамышева З. В., Рачковская Е. И.* Опыт составления мелкомасштабной карты для степной территории Казахстана. — В кн.: Геоботаническое картографирование. Л.: Наука, 1968, с. 5—21. — *Кац Н. Я.* Болота и торфяники. М.: Учпедгиз, 1941. 400 с. — *Келлер В. А.* Опреснение на северной окраине Каспийской низменности и южная граница орошения: Тр. Комис. по ирригации. АН СССР, отчет Нижне-Волжск. экспед., 1933, вып. 1, с. 13—23. — *Крашенинников И. М.* Цикл развития растительности долин степных зон Евразии. — Изв. Геогр. ин-та, 1922, № 3, с. 44—61. — *Кувашев В. Б.* Растительность равнинной части Якутии в связи с динамикой ландшафтов: Автореф. дис. . . . докт. биол. наук. М., 1968. 55 с. — *Лаверенко Е. М.* Об уровнях изучения органического мира в связи с познанием растительного покрова. — В кн.: Проблемы современной ботаники, т. 2, М.; Л.: Наука, 1965, с. 364—378. — *Лаверенко Н. Н.* Среднемасштабная геоботаническая карта Омской области. — В кн.: Геоботаническое картографирование. Л.: Наука, 1974, с. 24—40. — *Ларин И. В.* Опыт определения по растительному покрову почв, материнских пород, рельефа, сельскохозяйственных угодий и других элементов ландшафта средней части Уральской губернии; Тр. О-ва изуч. Казахстана, 1926, т. 7, вып. 1, с. 31—44. — *Левина Ф. Я.* Растительный покров Ергеней (район лесной полосы Сталинград—Степной—Черкасск): Тр. Комплекс. науч. экспед. по вопросам лесоразвед, т. 2, вып. 7. М., 1953, с. 65—189. — *Левина Ф. Я.* Комплексность и мозаичность растительности и классификация комплексов. — Бот. журн., 1958, т. 43, № 12, с. 1690—1709. — *Левина Ф. Я.* Растительность полупустыни Прикаспия и ее кормовое значение. М.; Л.: Наука, 1964. 336 с. — *Липатова В. В.* О показе растительности пойм на обзорных мелкомасштабных картах. — В кн.: Геоботаническое картографирование. Л.: Наука, 1971, с. 29—37. — *Лопатин В. Д.* О микрокомплексности растительного покрова. — Сообщ. Сахалинск. комплексн. н.-и. ин-та СО АН СССР, 1958, вып. 6, с. 131—142. — *Мазинг В. В.* Теоретические и методические проблемы изучения структуры растительности. — Докл. на соиск. учен. степ. докт. биол. наук. Тарту, 1969. 96 с. — *Мазинг В. В., Трасс Х. Х.* Развитие некоторых теоретических проблем в работах эстонских геоботаников. — Бот. журн., 1963, т. 48, № 4, с. 473—485. — *Матвеев В. И.* О морфологии растительности водоемов бассейна Средней Волги. — Учен. зап. Куйбышев. гос. пед. ин-та, 1970, вып. 73, с. 88—102. — *Миркин Б. М.* О территориальных подразделениях растительного покрова речных пойм Башкирии и их картографировании. — В кн.: Геоботаническое картографирование. Л.: Наука, 1971, с. 51—61. — *Миркин Б. М.* О принципах типизации хронологических единиц растительного покрова речных пойм. — Бот. журн., 1975, т. 60, № 3, с. 313—321. — *Миркин Б. М., Манибазар Н., Гареева Л. М.* и др. Растительность речных пойм Монгольской Народной Республики. Л.: Наука, 1980. 284 с. — *Ниценко А. А.* О классификации болотных комплексов. — Бот. журн., 1960, т. 45, № 11, с. 1630—1639. — *Петров И. Б.* Обь-Иртышская пойма. Типизация и качественная оценка земель. Новосибирск: Наука, 1979. 136 с. — *Попов И. В.* Деформация

речных русел и гидротехническое строительство. Л.: Гидрометеиздат, 1969. 363 с. — *Попов И. В.* Оценка пойменных процессов. — В кн.: Рекомендации по учету руслового процесса при проектировании ЛЭП. Л.: Гидрометеиздат, 1973, с. 38—57. — *Прокопьев Е. П.* Геоботаническое районирование поймы Иртыша. — Бот. журн., 1978, т. 63, № 8, с. 752—758. — *Прокопьев Е. П.* Опыт экологической классификации растительности поймы Иртыша. — Бот. журн., 1980, т. 65, № 6, с. 795—803. — *Прокопьев Е. П.* Система экологической классификации растительности поймы Иртыша. — В кн.: Проблемы экологии, т. 5. Томск: Изд-во Томск. ун-та, 1982, с. 57—67. — *Раменский Л. Г.* Основные закономерности растительного покрова и их изучение (на основании геоботанических исследований в Воронежской губ.). — Вестн. опытно. дела, 1924, с. 37—73. — *Рачковская Е. И.* Типы комплексов растительного покрова сухой степи Центрального Казахстана и их классификация: Тр. БИН АН СССР, сер. 3 (Геоботаника), вып. 15. М.; Л.: Изд-во АН СССР, 1963, с. 159—173. — *Рачковская Е. И.* Опыт составления легенды к карте растительности в условиях пустынно-степной полосы Казахстана. — Прогр. и тез. научн. конф., посвященной 100-летию со дня рожд. проф. Н. И. Кузнецова. Тарту, 1964, с. 81. — *Сочава В. Б.* Опыт филоценогенетической систематики растительных ассоциаций. — Сов. бот., 1944, № 1, с. 3—18. — *Сочава В. Б.* Теоретические и методические вопросы картографии растительности. — В кн.: Картография растительного покрова. М., 1960, с. 5—16. — *Сочава В. Б.* Вопросы картографирования в геоботанике. — В кн.: Принципы и методы геоботанического картографирования. М.; Л.: Изд-во АН СССР, 1962, с. 5—27. — *Сочава В. Б.* Растительные сообщества и динамика природных систем. — Докл. Ин-та геогр. Сибири и Дальнего Востока, 1968, вып. 20, с. 12—22. — *Сочава В. Б.* Классификация растительности как иерархия динамических систем. — В кн.: Геоботаническое картографирование. Л.: Наука, 1972, с. 3—18. — *Сочава В. Б.* Введение в учение о геосистемах. Новосибирск: Наука, 1978. 319 с. — *Сочава В. Б.* Растительный покров на тематических картах. Новосибирск: Наука, 1979. 189 с. — *Тимофеев В. Е.* Вопросы развития растительности речных долин бассейна Средней Волги. — Учен. зап. Куйбышев. гос. пед. ин-та, 1970а, вып. 73, с. 49—87. — *Тимофеев В. Е.* Опыт подразделения растительности речных долин на простейшие структурные элементы. — Учен. зап. Куйбышев. гос. пед. ин-та, 1970б, вып. 73, с. 43—48. — *Тимофеев В. Е.* Пространственные структуры и динамические тенденции растительности речных долин бассейна Средней Волги: Автореф. дис. . . . докт. биол. наук. Л., 1971а. 30 с. — *Тимофеев В. Е.* Эколого-геоморфологические типы пойм и структура растительности речных долин бассейна Средней Волги. — Учен. зап. Куйбышев. гос. пед. ин-та, 1971б, вып. 85, с. 31—49. — *Тимофеев В. Е.* К вопросу об отражении на среднемасштабной карте динамических явлений в растительности речных долин. — Науч. тр. Куйбышев. гос. пед. ин-та, 1973, т. 107, № 2, с. 34—41. — *Тюрелнов С. Н.* Торфяные месторождения и их разведка. М.; Л.: Госэнергоиздат, 1949. 464 с. — *Фридланд В. Ф.* Структура почвенного покрова. М.: Мысль, 1972. 423 с. — *Цинзерлинг Ю. Д.* Растительность болот. — В кн.: Растительность СССР, т. 1. М.; Л.: Изд-во АН СССР, 1938, с. 355—428. — *Черепанов С. К.* Сосудистые растения СССР. Л.: Наука, 1981. 510 с. — *Шенников А. П.* Луговоеведение. Л.: Изд-во ЛГУ, 1941. 510 с. — *Шилов М. П.* Растительные сообщества и их комплексы в пойме р. Клязьмы во Владимирской области. — Учен. зап. Владимир. гос. пед. ин-та, сер. Ботаника, 1971, вып. 2, с. 67—131. — *Gams H.* Prinzipienfragen der Vegetationsforschung. — Vierteljahrssch. natur. Ges. Zürich, 1918, Bd 63. 205 S. — *Kerner A.* Das Pflanzenleben der Donauländer. Innsbruck, 1863. 348 S.

Томский государственный университет.

Получено 8 VI 1982.

S U M M A R Y

A discussion is given of one of the approaches to the study of the vegetational cover structure, based on the multiserial classification of territorial units of vegetation, in which phytocoenoses are united according to the principle of territorial commonness into heterogeneous phytocoenochoras of different complexity (for each rank of phytocoenochoras the series of their typization are constructed). For the Yrtysk River flood plain the system of the units of classification of phytocoenochoras of topological dimensionality is proposed as well as the system of characters which are diagnostic for these units.

С О О Б Щ Е Н И Я

УДК 537.533.35 : 581.132 (581.44+581.45) 582.662

Е. В. Вознесенская

УЛЬТРАСТРУКТУРА ХЛОРЕНХИМЫ ЛИСТА
STIPAGROSTIS KARELINII
И *STIPAGROSTIS PENNATA* (POACEAE)E. V. VOZNESENSKAYA. ULTRASTUCTURE OF CHLORENCHYMA IN LEAVES OF
STIPAGROSTIS KARELINII AND *STIPAGROSTIS PENNATA* (POACEAE)

Исследования ультраструктуры хлоренхимы у двух видов рода *Stipagrostis* показали, что у обоих видов в клетках паренхимной обкладки центростремительно располагаются хлоропласты с мелкими редкими гранами и мелкие немногочисленные митохондрии. В клетках палисадной паренхимы хлоропласты имеют многочисленные крупные граны. Вопросы ультраструктуры обсуждаются в связи с метаболизмом и эволюцией аристидоидных злаков.

Stipagrostis (= *Aristida*) *karelinii* и *S.* (= *A.*) *pennata* — единственные многолетние злаки Репетекского песчано-пустынного заповедника (Юго-Восточные Каракумы), причем селин Карелина *S. karelinii* больше тяготеет к барханным пескам, а селин перистый *S. pennata* растет как в барханах, так и в переходной к бугристым пескам полосе, одиночными экземплярами продвигаясь и в глубь бугристых песков (Радкевич, 1934). Оба вида, но в особенности селин Карелина, являются отличными пескоукрепителями из-за особенностей корневой системы — длинные (до 12 м) корни разрастаются широко во все стороны; при этом корни заключены в песчаный чехол (Коровин, 1961), который видимо, защищает их от механических повреждений и высыхания.

B. de Winter (1965) отделил род *Stipagrostis* от собственного рода *Aristida*, в частности, на том основании, что у представителей рода *Stipagrostis* в листе внешняя обкладка проводящих пучков состоит из более крупных клеток, чем внутренняя, а у *Aristida* — наоборот, причем у *Aristida* хлоропласты есть в обеих обкладках, а у *Stipagrostis* — только в наружной. Н. Н. Цвелев (1974) на основании работы de Winter, а также исходя из анатомического строения листа, перенес *Aristida karelinii* и *A. pennata* в род *Stipagrostis*.

Анатомическое строение двух среднеазиатских видов селина подробно описано в работах О. Н. Радкевич (1934) и нашей (Вознесенская, 1974), в которых указывается на сходство анатомии листа этих двух видов, характеризующихся хорошо выраженной хлорофиллоносной обкладкой вокруг проводящих пучков и расположенной радиально по отношению к пучкам палисадообразной хлоренхимы. Такое строение ассимиляционных тканей характерно для группы растений с C_4 типом фотосинтеза, которые приурочены к областям с тропическим или аридным климатом, причем полагают, что паникоидный тип строения больше свойствен злакам тропической зоны, а хлоридоидный и аристидоидный — злакам аридных зон (Brown, 1958). Нам кажется закономерным и очень интересным, что оба вида этих многолетних злаков, произрастающих на территории пустынного заповедника, имеют корончатый тип строения ассимиляционных тканей, поэтому их полная анатомо-физиологическая характеристика может быть использована для понимания путей формирования флоры наших пустынь и проблем как приспособления растений к экстремальным условиям.

Объектом исследования были листья двух среднеазиатских видов селина — *Stipagrostis karelinii* (Trin. et Rupr.) Tzvel. (= *Aristida karelinii* (Trin. et Rupr.) Roshev.) и *S. pennata* (Trin.) de Winter s. l. и вида из Репетека *S. pennata* subsp. *minor* (Litv.) Tzvel. (= *Aristida pennata* Trin.).

Сбор материала для изучения анатомического строения и ультраструктуры листа производили в барханных и закрепленных бугристых песках Репетекского песчано-пустынного заповедника (Туркменская ССР, Юго-Восточные Каракумы). Материал для световой микроскопии фиксировали 70%-ным спиртом, срезы делали от руки лезвием безопасной бритвы. Для электронной микроскопии выбирали зрелые и молодые развивающиеся листья. Производили фиксацию 3%-ным раствором глутаральдегида (рН 8.2) на фосфатном буфере в течение 3 ч при комнатной температуре (около 25 °С), промывку фосфатными буферами (рН 8.2, 7.4 и 6.8) — три смены по 10 мин, постфиксацию 2%-ным раствором OsO_4 (рН 6.8) в течение 4 ч при той же температуре. Материал заключали в аралдит. Срезы сделаны на ультратоме Reichert, снимки получены на электронном микроскопе JEM-7A.

Результаты исследования

Селин Карелина образует в барханах крупные кусты до 75 см выс. с длинными широкими листьями, а селин перистый — небольшие кустики до 40 см выс. (чаще меньше) с более мелкими и узкими листьями. Как указывает Радкевич (1934), в анатомии листа этих двух видов различия в основном количественные: у селина перистого все клетки мельче. В листе селина Карелина жилки I порядка образуют крупные выступы с верхней стороны листа, покрытые длинными волосками, а между ними располагаются более мелкие выступы жилок II и III порядков.

Проводящие пучки у этих двух видов имеют местомную обкладку, состоящую из довольно крупных пустых клеток с утолщенными стенками, и паренхимную обкладку из крупных фотосинтезирующих округлых клеток, к которым примыкают радиально расположенные клетки палисадной паренхимы (рис. 1, А, Б — см. вклейку). У крупных жилок I порядка в ксилемной и флоэмной частях клетки паренхимной обкладки прерываются тяжами механической ткани (рис. 1, А, Б), а у более мелких жилок — иногда только в флоэмной части пучка. Между соседними пучками лежат 1—2 слоя клеток губчатой паренхимы (до 3 у *S. karelinii*), а в адаксиальной эпидерме развиваются крупные моторные клетки, иногда сильно вдающиеся в глубь листа.

Клетки палисадной паренхимы, располагающиеся вокруг клеток обкладки, имеют крупную центральную вакуоль и содержат в центральной части ядро, а по периферии в узком слое цитоплазмы — удлинённые хлоропласты. Хлоропласты (рис. 2, А; 3, А — см. вклейки) имеют большое число гран (из 5—9 тилакоидов) в плотной строме, крупные пластоглобулы, 5—7 крахмальных зерен на срезе и довольно много белковых кристаллов, особенно у селина Карелина (рис. 2, Б). Периферический ретикулум выражен слабо и представлен 1—2 рядами ламелл. Митохондрии мелкие и малочисленные. Одиночные микротела имеют зернистый матрикс.

В клетках хлорофиллоносной паренхимной обкладки клеточные стенки утолщены, а плазмодесмы собраны в группы в порах. Органеллы располагаются центростремительно, т. е. сконцентрированы у внутренней тангенциальной стенки, что хорошо видно даже на препаратах для световой микроскопии. Крупные хлоропласты имеют редкие небольшие граны (обычно из 2—3, реже — из 4—6 и до 10 тилакоидов), соединенные одиночными или сдвоенными тилакоидами, и содержат немногочисленные крахмальные зерна и только одиночные кристаллы белка (рис. 2, Б; 3, Б). Периферический ретикулум выражен очень слабо. Митохондрии мелкие, немногочисленные; микротела встречаются не часто и имеют зернистый матрикс, в котором иногда выявляется более плотное „ядро“.

Наши исследования ультраструктуры хлоренхимы двух видов селина выявили следующие основные черты: клеточные оболочки на границе паренхимной обкладки с мезофиллом утолщены, плазмодесмы располагаются в порах; клеточные органеллы в клетках паренхимной обкладки располагаются центростремительно; граны в хлоропластах клеток обкладки мелкие, редкие, а в хлоропластах мезофилла — многочисленные и крупные; митохондрии и микротела как в клетках обкладки, так и в мезофилле немногочисленные, мелкие. Периферический ретикулум в хлоропластах обоих типов клеток выражен слабо.

По одной из первых классификаций анатомических типов строения листа злаков, предложенной W. Brown (1958), хлоридоидный тип строения листа характеризуется наличием эндодермы, окружающей по крайней мере крупные пучки, и единственной паренхимной обкладки, содержащей специализированные пластиды с большим количеством крахмала; хлоренхима состоит из узких, радиально расположенных клеток. Исследованные нами виды имеют все вышеприведенные черты анатомического строения. Однако по классификации R. Carolin с соавторами (1973), эрагостоидный тип строения хлоренхимы (соответствующий хлоридоидному типу, предложенному Brown) характеризуется наличием в клетках обкладки хлоропластов с крупными гранами и многочисленными крупными митохондриями, тогда как в хлоропластах клеток палисадной паренхимы может наблюдаться частичная редукция гран; у представителей паникоидного типа строения клетки мезофилла содержат гранальные хлоропласты, а обкладки — хлоропласты с редкими мелкими гранами или совсем агранальные; митохондрии в обоих типах клеток мелкие. Необходимо отметить, что обычно у злаков хлоропласты с редуцированными гранами располагаются в клетках обкладки центробежно, тогда как хлоропласты с крупными гранами могут располагаться и центробежно, и центростремительно (Downton, 1971).

Таким образом, исследованные виды сходны с паникоидными злаками, имеющими редкие редуцированные граны в хлоропластах обкладки, по строению органелл в клетках мезофилла и обкладки (Brown, 1960; Downton, 1971; Carolin e. a., 1973), но отличаются от них центростремительным расположением хлоропластов в клетках обкладки, а от эрагостоидных злаков — редукцией гран в хлоропластах обкладки.

В одной из своих работ Brown (1974) указывает, что представители *Aristidoideae* гораздо ближе к *Panicoideae*, чем к *Eragrostoideae*, по таким признакам, как форма клеток обкладки и строение хлоропластов, но сильно отличаются от них по некоторым другим признакам. Он также обращает внимание на то, что, по K. Esau (1965), типичные клетки обкладки большинства покрытосеменных вытянуты параллельно жилкам и, таким образом, удлиненные клетки обкладки представителей *Panicoideae* и *Aristidoideae* являются менее специализированными по сравнению с короткими и широкими клетками обкладки эрагостоидных злаков. У представителей рода *Stipagrostis*, по Brown (1974) и нашим данным, отношение длины к ширине клеток обкладки приблизительно равно единице, что свидетельствует о большей специализации структуры листа в этом роде.

Brown (1975) указывает также на расхождения различных исследователей в трактовке внутренней (местомной) обкладки у представителей рода *Stipagrostis*. Так, Nolm (1901, цит. по: Bourreil, 1969) отмечает существование у представителей рода *Stipagrostis* внешней хлорофиллоносной паренхимной обкладки, внутрь от которой располагается слой клеток с утолщенными оболочками, называемых им местомной паренхимой, которая выражена в крупных жилках и может отсутствовать в мелких. Другие исследователи (например, Lommason, 1957; de Winter, 1965) указывают на существование двух типов обкладки, различающихся по составу органелл, размерам клеток, степени утолщения оболочек; при этом P. Bourreil (1969) считает, что только внутренняя обкладка является настоящей. Brown (1975) также полагает, что внутренняя обкладка у *Stipagrostis* — настоящая местомная обкладка, но видоизмененная (увеличение размеров клеток, утоньшение их стенок, потеря хлоропластов).

Исследования фотосинтетического метаболизма выявили, что у селина Карелина фиксация углекислоты идет по C_4 -типу: после 10 с фотосинтеза в атмосфере $^{14}CO_2$ 48% метки обнаружено в малате и 28% — в аспартате (Гедемов, 1973). О принадлежности этого вида к C_4 -растениям свидетельствует также величина-изотопной дискриминации $^{13}C/^{12}C$ — минус 12.6 р. р. м. (Заленский и др., 1981), а также отсутствие фотодыхания (Вознесенский и др., 1984). При этом известно, что у C_3 -растений отмечается ингибирование фотосинтеза при повышении концентрации кислорода — эффект Варбурга, а у C_4 — отсутствие реакции на концентрацию O_2 (Black, 1971). У видов рода *Aristida* (= *Stipagrostis*) в условиях высокой солнечной освещенности не наблюдается реакции углекислотного обмена на кислород (Ледяйкина, Вознесенский, 1982). Bournreil (1969) считает, что род *Aristida* имеет политипное происхождение, а род *Stipagrostis* представляет собой экотип рода *Aristida*, его крайнее ксероморфное производное. С этой точки зрения интересно рассмотреть диаграмму взаимоотношений различных групп злаков, составленную Brown (1958), на которой аристидоидные злаки помещены между хлоридоидными и паникоидными. Из этой диаграммы хорошо видно, что одни из аристидоидных злаков могли отклониться в своем развитии в сторону паникоидных, приобретая сходные с ними черты структуры, а другие — в сторону хлоридоид-эрагродоидных.

Наличие у представителей трибы *Aristideae* различных анатомических типов структуры листа представляет большой интерес и свидетельствует о необходимости дальнейшего более глубокого и всестороннего изучения злаков различных таксономических групп с целью выяснения эволюции Kranz-структуры и типа фотосинтетического метаболизма у видов, распространенных в областях с аридным климатом.

Благодарю Ю. В. Гамалея и Н. Н. Цвелева за ценные советы и помощь при написании данной статьи.

ЛИТЕРАТУРА

- Вознесенская Е. В. Анатомические особенности ассимилирующих органов растений пустыни Каракумы. — Бот. журн., 1974, т. 59, № 8, с. 1176—1184. — Вознесенский В. Л., Ледяйкина Н. А., Азмедов А. А. Углекислотный газообмен пустынных растений Юго-Восточных Каракумов. — Бот. журн., 1984, т. 69, № 1, с. 24—32. — Гедемов Т. Пути первичной фиксации CO_2 у растений Юго-Восточных Каракумов. Тез. докл. V делег. съезда ВБО, Киев, 1973, с. 119—121. — Заленский О. В., Глаголева Т. А., Некучаева Е. В. Метаболизм углерода у некоторых пустынных растений с суккулентными ассимиляционными побегими. — Бот. журн., 1981, т. 66, № 5, с. 625—635. — Коровин Е. П. Растительность Средней Азии и Южного Казахстана. Ташкент: Изд-во АН УзССР, кн. 1, 1961. 452 с. — Ледяйкина Н. А., Вознесенский В. Л. Влияние кислорода на углекислотный газообмен пустынных растений. — Физиол. раст., 1982, т. 29, № 6, с. 1134—1140. — Радкевич С. Н. Материалы по анатомии псаммофитов пустынь Средней Азии и Казахстана. — В кн.: Освоение пустынь Средней Азии и Казахстана, 1934, с. 83—133. — Цвелев Н. Н. Новые таксоны злаков (*Poaceae*). — Нов. сист. высш. раст., 1974, т. 11, с. 70—72. — Black C. C. Ecological implications of dividing plants into groups with distinct photosynthetic production capacities. — Adv. Ecol. Res., 1971, vol. 7, p. 87—114. — Bournreil P. Morphologie et anatomie comparées des genres *Aristida* et *Stipagrostis*. Ecophylétisme du genre *Stipagrostis*. Phylogénèse et chronologie des sections des *Aristides* (Graminées). — Ann. Fac. Sci. Marseille, 1969, t. 42, p. 323—382. — Brown W. V. Leaf anatomy in grass systematics. — Bot. Gaz., 1958, vol. 119, N 3, p. 170—178. — Brown W. V. A cytological difference between the *Eupanicoidae* and *Chloridoideae* (Gramineae). — Southwest. Natur., 1960, vol. 5, N 1, p. 7—11. — Brown W. V. Another cytological difference among the Kranz subfamilies of the Gramineae. — Bul. Torrey Bot. Club, 1974, vol. 101, N 3, p. 120—124. — Brown W. V. Variations in anatomy, associations and origins of Kranz tissue. — Amer. J. Bot., 1975, vol. 52, N 4, p. 395—402. — Carolin R. C., Jacobs S. W. L., Vesk M. The structure of the cells of the mesophyll and parenchymatous bundle sheath of the Gramineae. — Bot. J. Linn. Soc., 1973, vol. 66, N 4, p. 259—275. — Downton W. J. S. The chloroplasts and mitochondria of bundle sheath cells in relation to C_4 photosynthesis. — In: Photosynthesis and photorespiration / Ed. M. D. Hatch. N. Y.: Wiley. Inter. Sci., 1971, p. 419—425. — Esau K. Plant anatomy. N. Y.: John Wiley and Sons Inc., 1965. 767 p. — Lomason R. C. Vascular bundle sheath in the genus *Aristida*. — Phytomorphology, 1957, vol. 7, N 34, p. 364—370. — Winter B., de. The South African *Stipeae* and *Aristideae* (Gramineae). An anatomical, cytological and taxonomic study. — Bothalia, 1965, vol. 8, p. 201—394.

В. И. Трифонова

МОРФОЛОГИЯ СЕМЯН И АНАТОМИЧЕСКАЯ ХАРАКТЕРИСТИКА СЕМЕННОЙ КОЖУРЫ НЕСКОЛЬКИХ ПРЕДСТАВИТЕЛЕЙ РОДА *CONSOLIDA* (*RANUNCULACEAE*)

V. I. TRIFONOVA. MORPHOLOGY OF SEEDS AND ANATOMICAL CHARACTERISTICS OF THE SEED-COAT IN SOME REPRESENTATIVES OF THE GENUS *CONSOLIDA* (*RANUNCULACEAE*)

Приводятся результаты изучения анатомического строения семенной кожуры 16 представителей рода *Consolida*. Проведенные исследования выявили диагностическое значение ряда анатомических признаков и показали возможность их применения для решения спорных вопросов систематики и филогении. Была подтверждена правильность внутривидового деления рода *Consolida*, предложенного Е. Нут (1895), по крайней мере для представителей трех секций, произрастающих на территории СССР, и признания за *C. paradoxa*, по внешнеморфологическим признакам близкой к *C. rugulosa*, видовой самостоятельности.

В настоящее время в систематике наряду с данными внешней морфологии, географии, палинологии, кариологии и анатомии древесины все больше используются такие признаки, как анатомическое строение черешка, плода и семени (особенно семенной кожуры).

Что касается исследований анатомического строения семенной кожуры представителей сем. *Ranunculaceae*, то они весьма немногочисленны. Данные общего порядка можно найти в работах J. Godfrin (1880), H. Lonay (1901, 1907, 1908) и F. Netolitzky (1926). Несколько более подробно анатомические особенности строения семенной кожуры ряда представителей этого семейства рассматриваются в работах S. Jalan (1960), R. Kapil, S. Jalan (1962), M. Vijayaraghavan (1963), N. Bhandari (1963), В. И. Трифоновой (1973, 1974, 1981; Trifonova, 1975), Н. С. Морозовой (1973) и др.

В работе Lonay (1901) мы находим рисунки и описание семенной кожуры одного вида рода *Consolida*, а именно *C. ajacis*, который он называет *Delphinium ajacis*. После предварительного просмотра семенной кожуры нескольких видов данного рода мы пришли к выводу, что у представителей рода *Consolida* она имеет довольно своеобразное строение. Полагая, что данный признак может оказаться важным для систематики исследуемой группы растений, мы предприняли изучение семян представителей всех видов рода *Consolida*, произрастающих на территории СССР, а также ряда видов с зарубежных территорий. Таким образом, для этого рода были исследованы представители всех пяти секций, выделенных Нут (1895).

Как известно, дополнительными таксономическими признаками в сем. *Ranunculaceae* могут служить также форма семени и характер его поверхности (Tamura, 1965), до сих пор также не нашедшие достаточно широкого применения в систематике данного семейства. Одним из первых, кто обратил внимание на разнообразие формы и поверхности семян у представителей рода *Delphinium* s. l. (включая *Consolida* и *Aconitella*), был монограф рода Нут (1895).

Все исследуемые нами семена можно отнести к группе 3-гранных семян, поверхность которых покрыта поперечными рядами эпидермальных выростов разной степени срастания: в виде отдельных чешуек, оттопыренных на ребрах (*distincte squamata*), или в виде чешуек, сросшихся по 2 и более в пластинки, но еще хорошо различимых (*lamellato-squamata*), или уже полностью сросшихся в пластинки (*exacte lamellata*).

Материалом для исследования служили гербарные образцы, собранные как автором, так и другими коллекторами, и хранящиеся в Ботаническом институте им. В. Л. Комарова АН СССР (ЛЕ). В каждом отдельном случае исследовали семена растений из разных географических популяций: для краткости в тексте цитируются только те из них, с которых были сделаны рисунки или микрофотографии. Применяемая методика подробно описана нами ранее (Трифорова, 1971). Рисунки были выполнены при увеличении 15×40.

В ряде случаев мы провели анализ микроструктуры поверхности и анатомического строения семенной кожуры на электронном микроскопе Cwicksan-100. Срезы семян двусторонней липкой лентой приклеивали к столику и затем в камере JEE-4С в вакууме проводили напыление золотом (толщина металлического слоя 5—10 нм). Фотографии были выполнены при увеличении 1350 и 4500 для семенной кожуры и 180 для поверхности семян.

Род *Consolida* (DS). S. F. Gray. Семена мелкие (1.1—3.0 мм дл., 0.7—2.0 мм шир.), неправильно обратнопирамидальные, редко слабоизогнутые. Спинная грань обычно выпуклая, остальные грани плоские. Вершина усеченная, семенной рубчик находится на нижнем несколько суженном и в большей или меньшей степени оттянутом конце. Окраска от светло-коричневой до темно-серой и черной. По форме эпидермальных выростов, покрывающих поперечными рядами поверхность семени, все изученные нами виды этого рода можно отнести к первым трем группам из восьми групп, выделенных Huth (1895): *distincte squamata*, *lamellato-squamata* и *exacte lamellata*. На поверхности эпидермальных клеток находятся многочисленные кутикулярные сосочки, через которые происходит поглощение влаги прорастающим семенем.

Семя в поперечном сечении 3-, редко 4—5-гранное, с тонкой семенной кожурой. Семенная кожура формируется из двух интегументов. Наружный интегумент представлен 2—5 слоями клеток, внутренний — 2. Клетки наружной эпидермы наружного интегумента крупные, тангентально или радиально вытянутые, с утолщенными, вероятно, за счет отложений целлюлозы или гемицеллюлозы, наружными стенками. Иногда также утолщены боковые и внутренние стенки. Часть этих клеток сильно вытянута и образует эпидермальные выросты в виде хорошо заметных на поверхности семени чешуек. Паренхимные слои у зрелого семени чаще всего сильно сдавлены и только наружный слой представлен обычно крупными, почти не сдавленными пустыми клетками. Внутренняя эпидерма наружного интегумента, наружная эпидерма внутреннего интегумента, так же как дериваты паренхимы, настолько облитерированы, что представляют собой плотную светло- или темноокрашенную полосу без заметной дифференциации. Внутренняя эпидерма внутреннего интегумента состоит из хорошо сохранившихся мелких клеток обычно с равномерно утолщенными боковыми и внутренними стенками. Слой кутикулы, покрывающий эти клетки, достаточно хорошо заметен. Между семенной кожурой и алейроновым слоем видны 1—2 слоя пустых сдавленных клеток — остатки нуцеллуса. Клетки наружного слоя эндосперма довольно крупные, толстостенные и наполнены алейроновыми зернами. Их форма в ряде случаев может служить дополнительным признаком для разделения видов. Более близкие к середине клетки округлые или радиально вытянутые, часто пустые, образуют рыхлые слои. Середина обычно разрушена.

По анатомическому строению семенной кожуры все исследованные нами виды четко разделяются на 3 группы, соответствующие группам Huth (1895). Виды и секции четко отличаются друг от друга числом слоев, формой и размерами клеток наружного интегумента, характером утолщений клеток внутренней эпидермы внутреннего интегумента, распределением и количеством гидрофильного содержимого¹ и рядом других.

Изученные нами для сравнения 2 вида (*C. rigida* и *C. tomentosa*) из не представленных во флоре СССР секций *Parviflorae* и *Longibracteolatae* не отличаются резко от представителей остальных секций. Для того чтобы определить их место в системе рода, необходимо более полное и детальное их изучение.

Секция *Macrocarpae* (Huth et N. Busch) Kem.-Nath.

У исследованных нами видов этой секции *Consolida ajacis* и *C. orientalis* семена темноокрашенные, темно-коричневые, почти черные, от 1.3 до 2.5 мм дл. и от 0.9 до 2.0 мм шир., с эпидермальными выростами в виде очень коротеньких сросшихся по две и более в пластинки чешуек (рис. 1, А — см. вклейку).

¹ Основой его являются дубильные вещества, а также соединения типа танинов, окрашенные в желтый или оранжевый цвет.

Семенная кожура (18) 24—56 (74) мкм толщ., 4—7-слойная. Клетки наружной эпидермы наружного интегумента с сильно утолщенными наружными стенками и маленькими полостями, скорее тангентально, чем радиально вытянутые. Все слои, кроме внутренней эпидермы внутреннего интегумента, заполнены гидрофильным содержимым.

Подробные данные о строении семенной кожуры двух представителей этой секции: *C. ajacis* (L.) Schur (= *C. ambigua*) и *C. orientalis* (J. Gay) Schröding приводятся в нашей статье (Трифонова, 1973).

Секция *Consolida*

Семена от рыжевато-бурых до черных, от 1.6 до 3.0 мм дл. и от 0.8 до 1.8 мм шир., с эпидермальными выростами всех трех типов, характерных для семян рода *Consolida* в целом. Однако у большинства видов они переходного типа между *lamellato-squamata* и *distincte squamata* и только у *C. pubescens* — *exacte lamellata*, а у семян *C. regalis* subsp. *paniculata* наряду с типичными чешуйками можно встретить несросшиеся чешуйки. Семенная кожура 4—7-слойная, 26—77 мкм толщ., с меньшим количеством гидрофильного содержимого, расположенного в наружной эпидерме внутреннего интегумента. Клетки наружной эпидермы наружного интегумента разнообразные по размеру, скорее радиально, чем тангентально вытянутые, но всегда с большими полостями и сильно утолщенными наружными стенками.

Подробные данные о строении семенной кожуры *C. regalis* S. F. Gray, *C. regalis* subsp. *paniculata* (Host) Soó, *C. divaricata* (Ledeb.) Schröding., *C. glandulosa* (Boiss. et Huet) Bornm., *C. pubescens* (DC.) Soó и *C. cornuta* (Hossain et Davis) Davis приводятся в наших статьях (Трифонова, 1973, 1974).

Секция *Brevipedunculatae* (Huth ex N. Busch) Kem.-Nath.

Семена от светло-коричневых до черных, несколько меньших размеров, чем у представителей ранее указанных секций, от 1.1 до 2.2 мм дл. и от 0.7 до 1.5 мм шир., с эпидермальными выростами, характерными для групп *lamellato-squamata* и *exacte lamellata*. Семенная кожура 4—6-слойная, довольно тонкая, 21—44 мкм толщ., но иногда достигает 73 мкм (*C. persica*). Клетки наружной эпидермы наружного интегумента сильно варьируют по размерам у разных видов. Характерной особенностью является выпуклость их наружных стенок и меньшая толщина по сравнению с представителями предыдущих секций. Внутренние слои заполнены небольшим количеством гидрофильного содержимого.

C. persica (Boiss.) Schröding. (рис. 1, Б, В; 2, А). Семена мелкие, (1.1) 1.3—1.4 мм дл. и 0.7—0.8 (0.9) мм шир., цвет их от буро-коричневых до черных; в первом случае все чешуйки буровато-коричневые под цвет семени, во втором — черные на гранях и матово-белые на ребрах. По форме чешуек, сросшихся по две и более в пластинки, они относятся к группам *lamellato-squamata* и *exacte lamellata*. Сами чешуйки не пленчатые, как у остальных изученных нами видов этой секции, а объемные, напоминающие чешуйки *Aconitella barbata* (Bunge) Soják, хотя и более тонкие и без вздутий на концах. Семенная кожура 66—73 мкм толщ., с большим числом слоев (до 6), чем у *C. rugulosa*. Клетки наружной эпидермы наружного интегумента некрупные, радиально-вытянутые. Паренхимные клетки наружного интегумента, так же как и клетки наружной эпидермы внутреннего интегумента, крупные, пустые, рыхлолежащие. Клетки внутренней эпидермы внутреннего интегумента довольно мелкие, с равномерно утолщенными стенками.

Изученный образец: Туркменская ССР, юго-западная часть, в 16 км к северу от Кызыл-Арвата, 27 IV 1952, № 1786, Л. Родин и др. (LE).

C. rugulosa (Boiss.) Schröding. (рис. 2, Б). Семена более темноокрашенные и более крупные, (18) 19—22 мм дл. и (12) 13—15 мм шир., чем у *C. persica*; на ребрах чешуйки матово-белые (иногда они очень крупные), на гранях — такого же цвета или темные, чуть светлее самого семени, сросшиеся по 2 и более в пластинки, но еще хорошо различимые. Семенная кожура более тонкая, чем

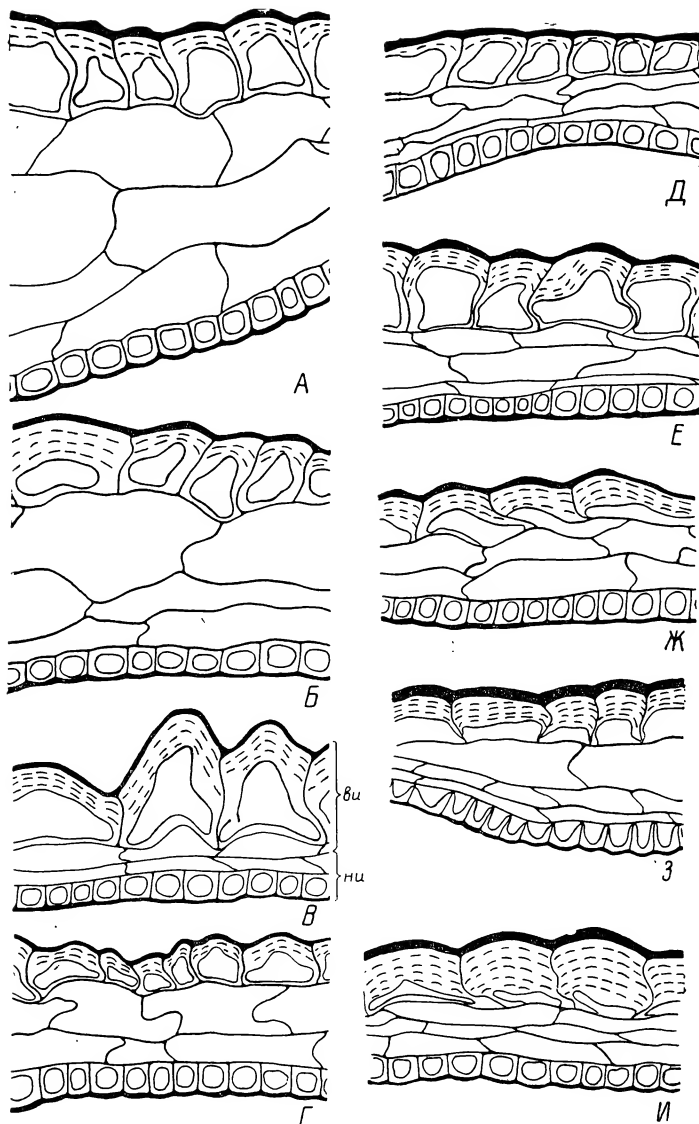


Рис. 2. Строение семенной кожуры некоторых видов рода *Consolida*.

Sect. *Brevipedunculatae*: А — *C. persica*, Б — *C. rugulosa*, В — *C. paradoxa*, Г — *C. campitocarpa*, Д — *C. stocksiana*, Е — *C. leptocarpa*, Ж — *C. songorica*; sect. *Longibracteolatae*: З — *C. tomentosa*; sect. *Parviflorae*: И — *C. rigida*. Обозначения те же, что на рис. 1.

у *C. persica*, 28—38 мкм толщ., 4—5-слойная. Гидрофильного содержимого в семенах меньше, расположено оно также в основном во внутренних слоях, как и у предыдущего вида. Клетки внутренней эпидермы наружного интегумента и клетки наружной эпидермы внутреннего интегумента в отличие от таковых предыдущего вида сильнее сдавлены. Внутренняя эпидерма внутреннего интегумента представлена довольно мелкими, как и у *C. persica*, клетками с равномерно утолщенными стенками.

И з у ч е н н ы й о б р а з е ц: Казахская ССР, окрестности Пшук-Нуры, по песчаным склонам, 5 IV 1971, № 208, В. Трифонова (LE).

C. paradoxa (Bunge) Nevski (рис. 2, В). Семена по размерам, цвету и форме эпидермальных выростов сходные с семенами *C. rugulosa*. Семенная кожура 4-слойная, 31—44 мк толщ., с более сильно сдавленными внутренними слоями, чем у *C. rugulosa*. По форме клеток наружной эпидермы наружного интегумента и их размерам *C. paradoxa* резко отличается не только от *C. rugulosa*, но и от всех остальных видов этого рода.

И з у ч е н н ы й о б р а з е ц: Таджикская ССР, подгорное плато на севере от ст. Душанбе, 12 IV 1914, Е 3496, Е. В. Коровин (LE).

C. camptocarpa (Fisch. et Mey.) Nevski (рис. 2, Г). Семена более светлые, чем семена *C. rugulosa*, светло-коричневые, сходные с ними по размерам. Чешуйки прозрачные, сростшиеся по две и более в пластинки, на ребрах отдельные чешуйки очень крупные, часто треугольной формы, как у *C. rugulosa* и *C. leptocarpa*. Семенная кожура 33—38 мкм толщ., обычно 4-слойная. Клетки наружной эпидермы наружного интегумента мелкие, с извилистыми наружными стенками, неравные по величине. Клетки наружной эпидермы внутреннего интегумента крупные, почти не сдавленные.

И з у ч е н н ы й о б р а з е ц: Туркменская ССР, южные Каракумы, в 35 км к юго-западу от г. Теджена. Песчаная пустыня с такырами, 27 IV 1963, sine numero, И. А. Губанов (LE).

C. stocksiana (Boiss.) Nevski (рис. 2, Д). Семена темноокрашенные, черные. Выросты той же формы, что и у *C. rugulosa*, *C. paradoxa* и *C. camptocarpa*. Семенная кожура 25—38 мкм толщ. с большим числом слоев (5), чем у *C. camptocarpa*. Клетки наружной эпидермы наружного интегумента несколько более крупные, чем у предыдущего вида, и с менее извилистыми наружными стенками. Внутренние слои сильно сдавлены.

И з у ч е н н ы й о б р а з е ц: Узбекская ССР, дорога на Сож, в 45 км от Ферганы, 8 VII 1957, sine numero, Яковлев (LE).

C. leptocarpa Nevski (рис. 2, Е). Семена от светло-коричневых до черных, несколько меньших размеров, чем у *C. rugulosa*. Семенная кожура обычно 5-слойная, 21—40 мкм толщ. Клетки наружной эпидермы наружного интегумента в 2 раза крупнее, чем у *C. camptocarpa*.

И з у ч е н н ы й о б р а з е ц: Узбекская ССР, Самарканд, на пустырях у города, 30 V 1895, № 73, Коржинский (LE).

C. songorica (Kar. et Kir.) Nevski (рис. 2, Ж). Семена такой же окраски, как у *C. rugulosa*, мелкие, 1.1—1.3 мм дл. и 0.9—1.0 мм шир. Семенная кожура 25—40 мкм толщ., сходная по строению с таковой у *C. leptocarpa*, незначительные различия наблюдаются лишь в размерах клеток наружной эпидермы наружного интегумента.

И з у ч е н н ы й о б р а з е ц: Казахская ССР, Мулюкские пески, 26 VI 1960, sine numero, В. Грубов (LE), экземпляр крайний слева.

Секция *Longibracteolatae* Huth ex Trifonova

C. tomentosa (Auch. ex Boiss.) Schröding. (рис. 2, З). Семена темноокрашенные (от темно-коричневых до черных), довольно мелкие, (1.5) 1.6—1.8 мм дл. и (0.9) 1.1—1.2 мм шир. По форме эпидермальных выростов их можно отнести к группе *exacte lamellata*. Чешуйки на гранях и на ребрах почти одинаковые по длине. Семенная кожура нетолстая (23—48 мкм толщ.), обычно 5-слойная. Клетки наружной эпидермы наружного интегумента некрупные, с сильно утолщенными наружными стенками. Паренхима из крупных рыхлолежащих клеток. Внутренние слои содержат большое количество гидрофильного содержимого.

И з у ч е н н ы й о б р а з е ц: Ouchak (Phrigia) vers de 10 m. G'alt. Bord des sentiers, 16 VII, № 1132 — год и фамилия коллектора отсутствуют (LE).

Секция *Parviflorae* Huth ex Trifonova

C. rigida (DC.) Bornm. (рис. 2, И). Семена светлоокрашенные, буровато-коричневые, 1.9—2.0 мм дл. и 1.4—1.5 мм шир. Эпидермальные выросты типа *lamellato-squamata*. Чешуйки более короткие на гранях, чем на ребрах. Семенная кожура 30—40 мкм толщ. Клетки наружной эпидермы наружного интегумента крупные, с сильно утолщенными наружными стенками.

И з у ч е н н ы й о б р а з е ц: Syria, inter Bascheya et Bekaa, VII 1846, N 657, Pinard (LE).

В результате проведенных исследований была показана необходимость применения анатомических признаков семенной кожуры для выяснения спорных вопросов систематики рода *Consolida* и внутриродовых филетических свя-

зей. Как видно из описаний, все изученные виды хорошо отличаются друг от друга толщиной семенной кожуры, числом слоев наружного интегумента, формой и размерами клеток наружной эпидермы наружного интегумента и других слоев. Интересно отметить, что еще в 1880 г. Godfrin обратил внимание на характер утолщений клеточных стенок наружной эпидермы наружного интегумента и использовал этот признак для разделения на группы исследованных им 12 видов различных родов данного семейства. Такое деление оказалось довольно искусственным, как любое, основанное на одном единственном признаке, и привело к тому, что близкие роды — *Aconitum* и *Delphinium* — оказались в разных группах.

Результаты проведенных нами исследований подтвердили правильность внутривидового деления рода *Consolida*, предложенного Nuth в 1895 г., по крайней мере для представителей трех секций, произрастающих на территории СССР и достаточно широко здесь представленных.

Семена представителей наиболее примитивной секции *Macrocarpae* характеризуются довольно крупными, скорее тангентально, чем радиально вытянутыми клетками наружной эпидермы наружного интегумента с сильно утолщенными наружными стенками. Функцию захвата и переноса воды у них выполняют как наружные, так и внутренние слои спермодермы, богатые гидрофильным содержанием.

Близкие к секции *Macrocarpae* представители секции *Consolida* характеризуются более разнообразным строением семенной кожуры — менее компактной, чем в первой секции. Клетки наружной эпидермы наружного интегумента уже скорее радиально, чем тангентально вытянуты, небольшое количество гидрофильного содержимого находится в основном во внутренних слоях семенной кожуры.

Секция *Brevipedunculatae*, представленная ксерофильными видами, по строению семенной кожуры занимает обособленное положение. От обеих предыдущих секций она отличается более мелкими клетками наружной эпидермы наружного интегумента с очень выпуклыми, менее утолщенными наружными стенками. С другой стороны, она близка к видам секции *Consolida* расположением и количеством гидрофильного содержимого. Относящаяся к этой секции *C. paradoxa* по внешне морфологическим признакам настолько близка к *C. rugulosa*, что С. А. Невский (1948) признавал ее за мутационную форму или форму «monstra» последней. Как выяснилось, по размерам и главное по форме клеток наружной эпидермы наружного интегумента семян *C. paradoxa* резко отличается не только от *C. rugulosa*, но и от всех остальных видов этого рода.

Внутри рода *Consolida* эволюция шла, вероятно, двумя путями. С одной стороны, возникла группа ксерофильных видов (секция *Brevipedunculatae*) со своеобразным строением черешка и семенной кожуры, отличающимися сочетанием продвинутых и примитивных признаков. С другой, — секция *Macrocarpae*, представители которой, так же как и представители самого молодого и продвинутого подрода *Delphinium* рода *Delphinium*, произрастают на территории древнего Средиземноморья и очень близки к этому подроду рядом примитивных признаков. Дальнейшая специализация привела к возникновению секции *Consolida* с более продвинутым строением семенной кожуры и черешка и более широким ареалом.

Более подробно филогенетические связи между представителями трибы *Delphineae* Warming (роды *Aconitum*, *Delphinium*, *Consolida* и *Aconitella*) будут рассмотрены нами в следующей публикации.

В заключение приношу искреннюю благодарность научному руководителю темы А. Л. Тахтаджяну и А. П. Меликяну за консультации и ценные методические указания.

ЛИТЕРАТУРА

- Морозова Н. С. Сравнительно-анатомическая характеристика семенной кожуры некоторых видов *Caltha* L. — Бот. журн., 1973, т. 58, № 4, с. 523—528. — Невский С. А. *Ranunculanae*. — В кн.: Флора Туркмении. Ашхабад, 1948, т. 3, с. 87—133. — Трифонова В. И. Биосистематическое исследование кавказских видов *Consolida* (DC.) S. F. Gray. — Бот. журн., 1973, т. 58, № 4, с. 505—518. — Трифонова В. И. О находке *Consolida grandulosa* (Boiss. et Huet) Bornm. в Армянской ССР. — Бот. журн., 1974, т. 59, № 3, с. 394—398. — Трифо-

нова В. И. Анатомические признаки генеративных органов и их использование в систематике и филогении (на примере трибы *Delphineae* Warming. семейства *Ranunculaceae* Juss.). — В кн.: Проблемы эволюции, морфологии и биохимии в систематике и филогении растений. Киев: Наук. думка, 1981, с. 38—45. — *Bhandari N.* Embryological investigations on the families *Ranunculaceae*, *Winteraceae* and *Magnoliaceae*. — Ph. D. Thesis, Delhi Univ., 1963, p. 28—36. — *Godfrin J.* Etude histologique sur les teguments seminaux des angiospermes. Nancy, 1880. 112 p. — *Huth E.* Monographie der Gattung *Delphinium*. — Bot. Jahrb., 1895, Bd 20, S. 322—499. — *Jalan S.* The floral morphology and embryology of *Caltha palustris*. — Symp. Plant Embryology Abstracts, New Delhi, 1960, p. 35—48. — *Kapil R. N.*, *Jalan S.* Studies in family *Ranunculaceae*. I. — In: Plant embryology. New Delhi, 1962, p. 205—214. — *Lonay H.* Contribution an anatome des Renonculacées. — Arch. Soc. Roy. Sci. Liege, 1901, vol. 3. 190 p. — *Lonay H.* Structure anatomique de pericarpe et du spermodermes chez des Renonculacées. — Arch. Soc. Roy. Sci. Liege, 1907, vol. 7, p. 3—98. — *Lonay H.* Sur quelques genres rares on critiques de Renonculacées. — Bul. Soc. Roy. Bot. Belg., 1908, vol. 44, p. 47—53. — *Netolitzky F.* Anatomie der Angiospermen-Samen. Berlin, 1926. 364 S. — *Tamura M.* Morphology, ecology and phylogeny of *Ranunculaceae*. — Sci. Rep., 1965, vol. 14, N 1, p. 53—79. — *Trifonova V. I.* A comparative anatomical research of seed and petiole of the genus *Consolida* (DC.) S. F. Gray. — Abstr. XII Intern. Bot. Congress, 1975, N 1, p. 21. — *Vijayaraghavan M.* Morphological and embryological studies in the families *Actinidaceae*, *Chloranthaceae* and *Ranunculaceae*. — Ph. D. Thesis, Delhi Univ., 1963, p. 7—13.

Ботанический институт
им. В. Л. Комарова АН СССР,
Ленинград

Получено 2 I 1984.

УДК 58.08 : 581.481 : 582.6/9

Бот. журн., т. 69, № 9

Н. В. Обручева, О. В. Антипова, А. Г. Ковалев

СПОСОБЫ РАЗГРАНИЧЕНИЙ КОРНЯ И ГИПОКОТИЛЯ В ЗАРОДЫШЕ ПРОРАСТАЮЩЕГО СЕМЕНИ ДВУДОЛЬНЫХ

N. V. OBRUCHEVA, O. V. ANTIPOVA, A. G. KOVALEV. DISCRIMINATION
BETWEEN RADICLE AND HYPOCOTYL OF EMBRYO AXIS IN GERMINATING SEED
OF DICOTYLEDONOUS PLANTS

Описаны различные морфологические и анатомические способы, позволяющие установить границу между корнем и гипокотилем у зародышевых осей набухающих и прорастающих семян двудольных растений. Предложен способ разграничения корня и гипокотыля у вычленившихся из семян зародышевых осей с помощью ряда красителей. Все использованные красители, различающиеся по типу их взаимодействия с растительной тканью, окрашивали поверхность только корня, тогда как гипокотиль оставался неокрашенным.

В связи с изучением процессов прорастания семян возникла необходимость правильно расчленять зародышевую ось на корень и стебель. Установление границы между корнем и гипокотилем, который считают «первой единицей» стебля (Эсау, 1969; 311), нужно для определения размеров обоих органов, что существенно при взятии проб для анализов, а также при подсчете числа клеток в каждом органе, проводимом при изучении скорости деления и растяжения.

В покоящихся и прорастающих семенах многих двудольных растений, особенно не выносящих семядоли на поверхность почвы, граница между корнем и гипокотилем обычно морфологически неразличима. Корневая шейка становится заметной у многих проростков гораздо позже, например у каштана конского при длине оси проростка около 10 см. По опущению корневыми волосками также не всегда можно определить, где кончается корешок. При наклевывании и даже в начале прорастания корешок еще не опущен. Однако и позднее, когда корневые волоски обильно образуются, они могут возникать не только на корне, но и на гипокотиле. Такие гипокотили, например у прорастающего гороха, называют корнеподобными и в них обнаруживают даже эндодерму с поясками Каспара.

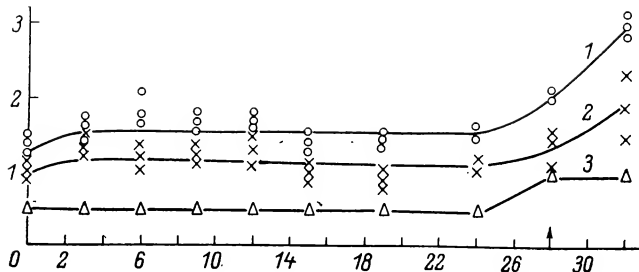


Рис. 1. Длина зародышевого корня у проростка *Phaseolus vulgaris* при набухании и проклевывании семени.

На оси абсцисс — время от начала набухания, часы; на оси ординат — длина, мм; 1 — длина корня, определенная по ширине сердцевинки на продольных срезах; 2 — длина чехлика, 3 — длина меристемы. Стрелкой указан момент проклевывания.

Если в стебле или в корне проростков имеются какие-то специфические структуры, то разграничить у них корень и гипокотиль нетрудно. Например, у *Nerium oleander* только в стебле есть секреторные клетки (Mahlberg, 1961), а у *Pinus strobus* — смоляные ходы (Spurr, 1950). В зародыше семени *Theobroma cacao* (Duncan, Todd, 1973) гипокотиль различим по наличию устьиц. В зародышах *Pinus sylvestris* место перехода корня в гипокотиль видно по углублению на поверхности зародышевой оси.

Чаще можно судить о границе корень—гипокотиль по диаметру сердцевинки, поскольку у проростков многих растений сердцевина в корне гораздо уже, чем в гипокотиле, и расширение сердцевинной паренхимы хорошо заметно на продольных срезах осевых органов, например у фасоли.

О протяженности зародышевого корня проще всего судить по тому, какую часть оси зародыша покрывает корневой чехлик. Поскольку корневой чехлик всегда окружает меристему корня, то место выхода ризодермы на поверхность зародышевого корня считают верхней границей корня. Этот критерий вполне пригоден для тех зародышевых корней, которые состоят только из меристемы. Однако зародышевый корень может быть дифференцирован в ходе позднего эмбриогенеза на зоны роста, т. е. может состоять не только из меристемы, но и зоны растяжения, как, например, корень *Phaseolus vulgaris* (Сытник и др., 1977). На семенах этого растения по мере их набухания мы измеряли, какую часть зародышевого корня покрывает корневой чехлик (рис. 1). Оказалось, что чехлик неполностью охватывает весь зародышевый корень, покрывая меристему и нижнюю часть зоны растяжения (длина меристемы до 24 ч набухания составляет 0.5 мм, по: Сытник и др., 1977). У более взрослых корней, имеющих полностью сформированную меристему, чехлик покрывает только нижнюю ее часть. Следовательно, протяженность чехлика не всегда может служить надежным критерием при разграничении корня и гипокотеля.

Обычным, но гораздо более трудоемким приемом является изучение анатомии проводящих пучков при переходе от корня к гипокотилу. На протяжении переходной зоны клетки метаксилемы дифференцируются не центростремительно, как в корне, а центробежно. Лучи метаксилемы располагаются по мере перехода к стеблю сначала по сторонам протоксилемы, а затем к периферии от нее (Данилова, 1963; Эсау, 1969). Тем самым обеспечивается переход от экзархной ксилемы корня к эндархной ксилеме стебля, осуществляющийся на протяжении корневой шейки и гипокотеля до семядольного узла. Установить место перехода корня в гипокотиль можно на серии поперечных срезов по изменению расположения метаксилемных элементов по отношению к протоксилеме: в начале зоны перехода они располагаются по бокам от трахеальных элементов протоксилемы. В зародышевых корнях каштана конского, например, расположение ксилемы хорошо наблюдать под микроскопом в поляризованном свете, а в более взрослых корнях лучше воспользоваться любой цветной реакцией на одревеснение (Ковалев, 1977).

Однако и при таком анатомическом подходе не всегда удастся правильно разграничить корень и гипокотиль. Например, у *Pisum sativum* и *Vicia sativa* переход от типично корневого к типично стеблевому строению проводящих

пучков происходит на протяжении гипокотыля и первых двух междоузлий стебля (Gourley, 1931), причем первые четкие признаки перехода появляются лишь в самой верхней части гипокотыля, под семядольным узлом. Наоборот, у тыквенных этот переход осуществляется еще в корне (Данилова, 1963).

Мы рассмотрели ряд способов разграничения корня и гипокотыля в зародыше прорастающих семян. Все они достаточно трудоемки, и практически во всех случаях известны исключения, к которым эти способы не приложимы, поэтому мы отдали предпочтение окрашиванию осевых органов зародыша красителями, исходя в первую очередь из давно предложенной методики комбинированной окраски конго-красным и хризоидином (Negbi, 1965). Был испытан целый ряд красителей, различающихся по способу их взаимодействия с растительной тканью. К ним относятся:

1) ацетокармин по Ремедеру (1 г кармина в 200 мл ледяной уксусной кислоты, разведенной пополам дистиллированной водой; после 3-часового кипячения раствор дважды фильтруют);

2) алциановый синий (0.1 %-ный раствор в 1 %-ной ледяной уксусной кислоте);

3) конго-красный (3 %-ный водный раствор);

4) конго-красный в сочетании с хризоидином (30 г конго-красного и 3 г хризоидина, растворенных отдельно в воде, доводили до 1 л, добавляли несколько капель аммиака и фильтровали);

5) рутений красный (0.02 %-ный водный раствор);

6) проционовый коричневый H3RS (0.1 %-ный раствор в 1 %-ном Na_2CO_3);

7) проционовый ярко-голубой RS (0.1 %-ный раствор в 1 %-ном Na_2CO_3), по В. Б. Иванову (1982).

Вычлененные из семени или отделенные от семядолей проростка осевые органы помещали на 10—15 мин в раствор красителя, в результате чего корень интенсивно окрашивался, тогда как гипокотиль оставался неокрашенным. При использовании одного конго-красного или в сочетании с хризоидином зародышевые оси семян после окрашивания споласкивали в дистиллированной воде. Все красители дали однозначный результат. Проверка на проростках *Lactuca sativa* и *Raphanus sativus*, у которых гипокотиль выносит семядоли и хорошо отличим, подтвердила, что окрашивается только корень и его граница с гипокотилем четко видна.

На продольных срезах окрашенных зародышевых осей проросших семян *Phaseolus vulgaris* отчетливо видно, что корень окрашивается на всем протяжении от чехлика до верхнего конца зоны корневых волосков. Граница корень—гипокотиль, определенная с помощью красителей, совпадает с завершением постепенного перехода сердцевины корня в середину стебля, судя по диаметру сердцевины. Однако окрашивание позволяет установить эту границу гораздо увереннее.

Правильность деления оси зародыша на корень и гипокотиль мы проверяли также на прорастающих семенах *Vicia faba*. Зная по окрашиванию границу перехода корня в гипокотиль, мы осторожно втыкали в это место тонкий стеклянный капилляр и следили за его положением при дальнейшем прорастании. Когда у проростка уже хорошо различимы корень и гипокотиль, положение капилляра точно соответствует границе между ними.

Четкое разделение зародышевой оси на корень и гипокотиль описанным способом достигается только тогда, когда зародышевый корешок начинает удлиняться. У зародышей, вычлененных из ненаклюнувшихся семян, только окрашивание ацетокармином позволяет различить границу корень—гипокотиль. Чтобы сделать предлагаемый метод универсальным, мы выдерживали зародыши из набухших семян перед окрашиванием в течение 5—10 мин в 50 %-ной уксусной кислоте и споласкивали. Все испытанные красители окрашивали затем только зародышевый корешок и не окрашивали гипокотыля. Окрашивалась поверхность собственно корня, так как при удалении чехлика результаты не изменялись.

Таким образом, предложен метод определения протяженности корня и гипокотыля в зародышевой оси набухающих и прорастающих семян. Метод опробован на семенах *Pisum sativum*, *Vicia faba*, *Lupinus albus*, *Phaseolus vulgaris*,

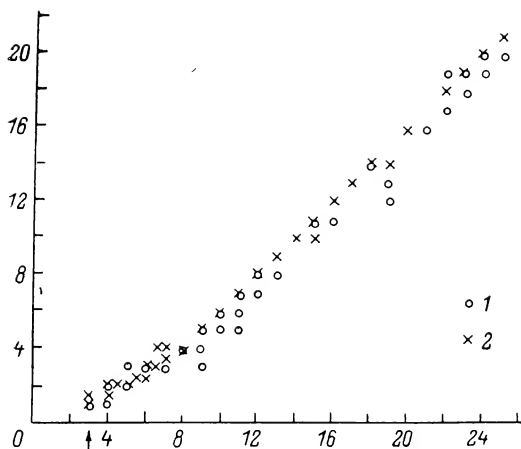


Рис. 2. Соотношение между длиной корня и длиной всей зародышевой оси у проростков *Vicia faba* сорта Аушра.

На оси абсцисс — длина зародышевой оси, мм; на оси ординат — длина зародышевого корня, мм; 1 — окрашивание алциановым синим, 2 — ацетокармином. Стрелкой указан момент прорастывания.

Lens culinaris, *Lactuca sativa*, *Raphanus sativus*, *Phaseolus aureus*, *Trifolium pratense* и *Ricinus communis*. Различия в окрашиваемости корня и гипокоты вызваны, вероятно, тем, что поверхность гипокоты не взаимодействует с красителями, хотя на срезах оболочки клеток могут

окрашиваться достаточно интенсивно. Связывание красителя поверхностью гипокоты не происходит, возможно, потому, что поверхность гипокоты плохо смачивается водой. Только после обработки гипокотей смесью спирта с эфиром они стали слабо окрашиваться.

Окрашивание зародышевого корешка, извлеченного вместе с гипокотилем из семени до наклевывания, происходит за счет того, что слабый гидролиз 50%-ной уксусной кислотой улучшает контакт наружной поверхности корня с водными растворами красителей, в результате чего наблюдаются или сорбция красителей или их химическое связывание веществами клеточной стенки. У корней из проросших семян, начавших расти, поверхность корня уже приобретает способность взаимодействовать с водными растворами красителей. Следовательно, при прорастании меняются свойства поверхности корня. Полученные результаты говорят также о разных сорбционных свойствах поверхности корня и гипокоты, проявляющихся в различном взаимодействии их с водными растворами красителей. Отметим также, что окрашиваемость поверхности корня и неокрашиваемость поверхности гипокоты проявляются во взаимодействии с различными категориями красителей и не обусловлены поэтому наличием или отсутствием определенных химических групп.

Предложенный способ разграничения корня и гипокоты быстр и удобен; испытанные красители вполне доступны и, вероятно, легко могут быть заменены.

При любом способе разграничения корня с гипокотилем измерения проводятся на отдельной партии проростков или семян. Например, на рис. 2 показаны результаты измерений длины корня и гипокоты у проростков *Vicia faba* сорта Аушра с помощью двух красителей. Такой график позволяет судить о длине корня или гипокоты в зародышевой оси проростков. Построив такой график, легко набирать пробы, например, корней для любых анализов, пользуясь только размерами зародышевой оси (от кончика корня до места расхождения черешков семядолей).

Авторы благодарят М. Ф. Данилову и В. Б. Иванова за советы и поддержку при проведении этой работы, а также Л. И. Мусатенко и Г. И. Мартына за предоставление семян *Phaseolus vulgaris*.

ЛИТЕРАТУРА

- Данилова М. Ф. О принципах строения проводящего аппарата у проростков двудольных. — Бот. журн., 1963, т. 48, № 9, с. 1249—1270. — Иванов В. Б. Активные красители в биологии. М.: Наука, 1982. 224 с. — Ковалев А. Г. Рост корней проростков *Quercus robur* L. и *Aesculus hippocastanum* L. (клеточный анализ): Автореф. дис. ... канд. биол. наук. М., 1977. 19 с. — Сытник К. М., Мартын Г. И., Мусатенко Л. И. Цитологический анализ зародышевого корня. — ДАН УССР, сер. биол., 1977, № 9, с. 851—854. — Эсау К. Анатомия растений. М.: Мир, 1969. 564 с. — Duncan E. J., Todd A. W. Structural changes in the embryonic axis of *Theobroma cacao* L. during germination and early seedling establishment. — An. Bot., 1973, vol. 37, N 152, p. 721—728. — Gourley J. H. Anatomy of the transition region of *Pisum sativum*. — Bot. Gaz., 1931, vol. 92, N 4, p. 367—383. — Mahlberg P. G. Embryogeny and histogenesis of *Nerium oleander*. Origin and development of non-articulated laticifer. —

И. С. Данилкив, Е. Н. Лесняк, Е. И. Высоцкая

ЦИТОТАКСОНОМИЧЕСКОЕ ИЗУЧЕНИЕ ЛИСТВЕННЫХ МХОВ ЮЖНОГО УРАЛА

I. S. DANIILKIV, E. N. LESNYAK, E. I. VYSOTSKAYA. CYTOTAXONOMIC
STUDIES OF MOSSES FROM THE SOUTH URALS

Приведены числа хромосом 19 видов лиственных мхов с Южного Урала. Впервые для мировой бриофлоры установлено число хромосом у *Cynodontium fallax* ($n=14$). Для *Kiaeria blyttii* впервые обнаружено гаплоидное число ($n=7$). Для остальных видов подтверждены числа хромосом на материале из новых местонахождений.

Сведений о числах хромосом лиственных мхов Южного Урала до сих пор не было. Впервые для указанной территории установлены числа хромосом для 19 таксонов (см. таблицу, рисунок).

Числа хромосом большинства видов определены в первой метафазе мейоза. Для *Philonotis fontana* число хромосом определено во второй метафазе мейоза. Подсчет хромосом проводили на временных ацетокарминовых препаратах, при-



Метафазные пластинки лиственных мхов (стрелками обозначены преждевременно разошедшиеся биваленты).

1 — *Polytrichum alpinum* ($n=7$), 2 — *Pogonatum urnigerum* ($n=7$), 3 — *Cynodontium fallax* ($n=14$), 4 — *C. strumiferum* ($n=14$), 5 — *Dicranoweisia crispula* ($n=14$), 6 — *Kiaeria blyttii* ($n=7$), 7 — *Orthodicranum montanum* ($n=14$), 8 — *Dicranum scoparium* ($n=14$), 9 — *Grimmia ovalis* ($n=13$), 10 — *Funaria hygrometrica* ($n=28$), 11 — *Leptobryum pyriforme* ($n=20$), 12 — *Pohlia nutans* ($n=22$), 13 — *Mnium marginatum* ($n=12$), 14 — *Plagiomnium cuspidatum* ($n=12$), 15 — *P. ellipticum* ($n=6$), 16 — *Philonotis tomentella* ($n=6$), 17 — *P. fontana* ($n=6$), 18—19 — *Amblystegium serpens* ($n=11$, 22), 20 — *Drepanocladus uncinatus* ($n=11$).

Вид, местонахождение, № образца	n	Литературные данные
<i>Polytrichum alpinum</i> Hedw. (см. рисунок, 1), Катав-Ивановский р-н, с. Тюлюк, 2023.82, 2061.82; гора Большой Ирмель, 2016.82, 2021.82, 2006.82	7	n=7 (Yano, 1953; Anderson, Crum, 1958; Smith, Newton, 1966; Висоцкая, 1967; Ireland, 1967; Newton, 1980)
<i>Pogonatum urnigerum</i> (Hedw.) P. Beauv. (см. рисунок, 2), гора Большой Ирмель, 2022.82	7	n=7 (Yano, 1957; Smith, Newton, 1966; Висоцкая, 1967; Ireland, 1967)
<i>Cynodontium fallax</i> Limpr. (см. рисунок, 3), гора Большой Ирмель, 2017.82	14	n=14 (Висоцкая, 1975) Определено впервые
<i>C. strumiferum</i> (Hedw.) Lindb. (см. рисунок, 4), Катав-Ивановский р-н, с. Тюлюк, 2073.82	14	n=11 (Висоцкая, 1979) n=14 (Anderson, Crum, 1958; Khanna 1967)
<i>Dicranoweisia crispula</i> (Hedw.) Milde (см. рисунок, 5), гора Большой Ирмель, 2056.82	14	n=15 (Vaarama, 1950) n=14 (Висоцкая, 1967; Inoue, 1979)
<i>Kiaeria blyttii</i> (B.S.G.) Broth. (см. рисунок, 6), гора Большой Ирмель, 2087.82	7	n=14 (Ireland, 1965)
<i>Orthodicranum montanum</i> (Hedw.) Loeske (см. рисунок, 7), Катав-Ивановский р-н, с. Тюлюк, 2085.82	14	n=7 (Висоцкая, 1975) n=14 (Висоцкая, 1967)
<i>Dicranum scorarium</i> Hedw. (см. рисунок, 8), Катав-Ивановский р-н, с. Тюлюк, 2090.82, 1962.82	14	n=12 (Vaarama, 1950; Anderson, Bryan, 1958; Al-Aish, Anderson, 1960; Smith, Newton, 1966) n=12+1 (Briggs, 1965; Bryan, 1973) n=13 (Лазаренко, Лесняк, 1966) n=14 (Лазаренко и др., 1971) n=14+3 (Данилків, Висоцкая, 1975)
<i>Grimmia ovalis</i> (Hedw.) Lindb. (см. рисунок, 9), гора Большой Ирмель, 2079.82	13	n=13 (Anderson, Crum, 1958; Khanna 1967; Висоцкая, 1967)
<i>Funaria hygrometrica</i> Hedw. (см. рисунок, 10), окрестности г. Миасса, 2018.82	28	n=14 (Vaarama, 1953; Anderson, Crum, 1958; Висоцкая, 1967; Smith, Newton, 1967; Bryan, 1973) n=21 (Лазаренко и др., 1971) n=28 (Vaarama, 1955; Steere, 1954; Висоцкая, 1967; Ramsay, 1974) n=56 (Bryan, 1957; Лазаренко и др., 1968)
<i>Leptobryum pyriforme</i> (Hedw.) Wils. (см. рисунок, 11), окрестности г. Миасса, 2041.82	20	n=10 (Данилків, Висоцкая, 1975) n=20 (Anderson, Crum, 1958; Al-Aish, Anderson, 1960; Висоцкая, 1967; Smith, Newton, 1968; Bryan, 1973; Ramsay, 1974)
<i>Pohlia nutans</i> (Hedw.) Lindb. (см. рисунок, 12), окрестности г. Миасса, 2050.82	22	n=11 (Лазаренко и др., 1971) n=22 (Vaarama, 1956; Yano, 1956; Al-Aish, Anderson, 1961; Лазаренко, Висоцкая, 1964; Smith, Newton, 1967; Bryan, 1973) n=33 (Smith, Newton, 1967; Лазаренко и др., 1971)
<i>Mnium marginatum</i> (With.) P. Beauv. (см. рисунок, 13), Катав-Ивановский р-н, с. Тюлюк, 2088.82	12	n=12 (Anderson, Crum, 1958; Holmen, 1958; Лазаренко, Висоцкая, 1964; Smith, Newton, 1968; Bryan, 1973)
<i>Plagiomnium cuspidatum</i> (Hedw.) Kop. (см. рисунок, 14), окрестности г. Миасса, 2103.82, 2094.82	12	n=6 (Lowry, 1948; Bryan, 1973; Inoue, Morita, 1976; Kumar, Verma, 1976) n=12 (Holmen, 1958; Лазаренко, Висоцкая, 1965; Smith, Newton, 1968; Wigh, 1972; Inoue, Morita, 1976)
<i>P. ellipticum</i> (Brid.) Kop. (см. рисунок, 15), окрестности г. Миасса, 2049.82; Катав-Ивановский р-н, с. Тюлюк, 2096.82	6	n=6 (Holmen, 1958; Newton, 1971; Данилків, 1976)
<i>Philonotis tomentella</i> Mol. (см. рисунок, 16), Катав-Ивановский р-н, с. Тюлюк, 2019.82	6	n=6 (Маматкулов, 1979)

Вид, местонахождение, № образца	n	Литературные данные
<i>P. fontana</i> (Hedw.) Brid. (см. рисунок, 17), Катав-Ивановский р-н, с. Тюлюк, 2070.82	6	n=6 (Vaarama, 1953; Anderson, Crum, 1958; Smith, Newton, 1966; Высоцкая, 1967; Khanna, 1967)
<i>Amblystegium serpens</i> (Hedw.) B.S.G. (см. рисунок, 18), Катав-Ивановский р-н, с. Тюлюк, 2089.82.	11	n=11 (Tsutsumi a. al., 1973) n=11 (Лазаренко, Высоцкая, 1965) n=19 (Vaarama, 1956) n=19+1 (Smith, Newton, 1968)
(см. рисунок, 19), окрестности г. Миасса, 2026.82, 2046.82	21	n=20 (Vaarama, 1956) n=21 (Высоцкая, 1967)
<i>Drepanocladus uncinatus</i> (Hedw.) Warnst. (см. рисунок, 20), Катав-Ивановский р-н, с. Тюлюк, 2083.82.	11	n=10 (Smith, Newton, 1967; Лазаренко и др., 1971) n=11 (Yano, 1967; Лазаренко и др., 1971; Newton, 1972) n=12 (Vaarama, 1950; Steere, 1954; Anderson, Crum, 1958; Chopra, Kumar, 1967; Ireland, 1967) n=20 (Anderson, Crum, 1958; Лазаренко и др., 1971)

готовленных по ранее описанной методике (Лазаренко и др., 1971). Для *Mnium marginatum*, *Plagiomnium cuspidatum* и *P. ellipticum* числа хромосом определены в митозе гаметофита.

Фотоматериалы и гербарные образцы исследованных видов хранятся в отделе экспериментальной морфологии растений Львовского отделения Института ботаники им. Н. Г. Холодного АН УССР.

ЛИТЕРАТУРА

- Высоцкая Е. И. Обзор хромосомных чисел листовых мхов УССР. — Цитол. и ген., 1967, т. 1, № 4, с. 30—39. — Высоцкая О. И. Нові дані про числа хромосом *Bryopsida* України. — Укр. бот. журн., 1975, т. 32, № 4, с. 498—503. — Высоцкая О. И. Числа хромосом листовых мхов Украинских Карпат. — Укр. бот. журн., 1979, т. 36, № 3, с. 209—213. — Данилюк І. С. Нові дані про хромосомні числа листових мхів Литви. — Укр. бот. журн., 1976, т. 33, № 5, с. 507—510. — Данилюк І. С., Высоцкая О. И. Хромосомні числа листових мхів Литви. — Укр. бот. журн., 1975, т. 32, № 2, с. 246—250. — Лазаренко А. С., Высоцкая О. И. Числа хромосом для деяких видів листових мхів з України. — Доп. АН УРСР, 1964, № 4, с. 541—544. — Лазаренко А. С., Высоцкая Е. И. Материалы к познанию чисел хромосом у листовых мхов Украины. — В кн.: Цитология и генетика. Киев: Наук. думка, 1965, с. 174—178. — Лазаренко А. С., Лесняк Б. М. Хромосомні числа у мхів з Казахстану і Таджикистану. — Доп. АН УРСР, 1966, № 3, с. 407—411. — Лазаренко А. С., Высоцкая Е. И., Лесняк Е. Н. Атлас хромосом листовых мхов СССР. — Киев: Наук. думка, 1971. 144 с. — Лазаренко А. С., Высоцкая Е. И., Лесняк Е. Н., Маматкулов У. К. Исследование хромосомных чисел у листовых мхов Таджикистана. I. — Бюл. МОИП, отд. биол., 1968, т. 73, вып. 2, с. 141—152. — Маматкулов У. К. Роль полиплоидии в генезисе флоры листовых мхов Памиро-Алая. — В кн.: Флора и растительность высокогорий. Новосибирск: Наука, 1979, с. 95—103. — Al-Aish M., Anderson L. E. Chromosome numbers in some mosses from Quebec. — Canad. J. Bot., 1960, vol. 38, N 3, p. 335—341. — Al-Aish M., Anderson L. E. Chromosome studies on some mosses of the Southeastern United States. — Bryologist, 1961, vol. 64, N 4, p. 289—314. — Anderson L. E., Bryan V. S. Chromosome numbers in mosses of eastern America. — J. Elisha Mitchell Sci. Soc., 1958, vol. 74, N 2, p. 197—199. — Anderson L. E., Crum H. A. Cytotaxonomic studies on mosses of the Canadian Rocky mountains. — Bul. Dept. Northern Affairs a. Nat. Res., 1958, N 160, p. 1—89. — Briggs D. Experimental taxonomy of some British species of the genus *Dicranum*. — New Phytol., 1965, vol. 64, N 3, p. 366—386. — Bryan V. S. Cytotaxonomic studies in the *Ephemeraceae* and *Funariaceae*. — Bryologist, 1957, vol. 60, N 2, p. 103—126. — Bryan V. S. Chromosome studies on mosses from Austria, Czechoslovakia and other parts of Central Europe. — Österr. Bot. Z., 1973, Bd 121, Hf 3/4, p. 187—226. — Chopra R. S., Kumar S. S. Cytological observation on some pleurocarpous mosses. — Bryologist, 1967, vol. 70, N 2, p. 167—176. — Holmen K. Cytotaxonomical studies in some Danish mosses. — Bot. Tidskr., 1958, Hf 1, p. 23—43. — Inoue S. A preliminary report on moss chromosome numbers. — Misc. Bryol. et Lichenol., 1979, vol. 8, N 6, p. 109—113. — Inoue S., Morita Y. Chromosome studies in mosses. IV. — Misc. Bryol. et Lichenol., 1976, vol. 7, N 4, p. 65—67. — Ireland R. R. Cytotaxonomic studies on mosses from Washington

and Idaho. — *Bryologist*, 1965, vol. 68, N 1, p. 72—85. — *Ireland R. R.* Chromosome studies on mosses from the state of Washington. II. — *Bryologist*, 1967, vol. 70, N 3, p. 335—338. — *Khanna K. R.* A cytological investigation of the mosses of the Rocky mountains. — Univ. Colorado Stud., 1967, N 26, p. 1—39. — *Kumar S. S., Verma S. K.* Cytological observation on some West Himalayan mosses. — *Misc. Bryol. et Lichenol.*, 1976, vol. 7, N 4, p. 70—74. — *Lowry R. J.* A cytotoxic study of the genus *Mnium*. — *Mem. Torrey Bot. Club*, 1948, vol. 20, N 2, p. 1—42. *Newton M. E.* Chromosome studies in some British and Irish bryophytes. — *Trans. Brit. Bryol. Soc.*, 1971, vol. 6, pt 2, p. 244—257. — *Newton M. E.* Chromosome studies in some South Georgian bryophytes. — *Bul. Brit. Antarct. Surv.*, 1972, N 30, p. 41—49. — *Newton M. E.* Chromosome studies in some Antarctic and sub-Antarctic bryophytes. — *Bul. Brit. Antarct. Surv.*, 1980, N 50, p. 77—86. — *Ramsay H. P.* Cytological studies of Australian mosses. — *Austral. J. Bot.*, 1974, vol. 22, p. 293—348. — *Smith A. J. E., Newton M. E.* Chromosome studies on some British and Irish mosses. I. — *Trans. Brit. Bryol. Soc.*, 1966, vol. 5, pt 1, p. 117—130. — *Smith A. J. E., Newton M. E.* Chromosome studies on some British and Irish mosses. II. — *Trans. Brit. Bryol. Soc.*, 1967, vol. 5, pt 2, p. 245—270. — *Smith A. J. E., Newton M. E.* Chromosome studies on some British and Irish mosses. III. — *Trans. Brit. Bryol. Soc.*, 1968, vol. 5, pt 3, p. 463—522. — *Steere W. C.* Chromosome numbers and behaviour in arctic mosses. — *Bot. Gaz.*, 1954, vol. 116, N 2, p. 93—133. — *Tsutsumi S., Taguchi M., Inoue S.* Karyological studies on Swedish mosses. — *Misc. Bryol. et Lichenol.*, 1973, vol. 6, N 5, p. 82—84. — *Vaarama A.* Studies on chromosome numbers and certain meiotic features of several Finnish moss species. — *Bot. Not.*, 1950, Hf 2, p. 239—256. — *Vaarama A.* Some chromosome numbers of Californian and Finnish moss species. — *Bryologist*, 1953, vol. 56, N 3, p. 169—177. — *Vaarama A.* On the characteristic of the spontaneous bivalent race of *Funaria hygrometrica*. — *Arch. Soc. «Vanamo»*, 1955, vol. 9, p. 395—400. — *Vaarama A.* A contribution to the cytology of some mosses of British Isles. — *Irish Natur. J.*, 1956, vol. 12, N 2, p. 1—11. — *Wigh K.* Chromosome numbers in some mosses from Central and South Europe. — *Bryologist*, 1972, vol. 75, N 2, p. 136—146. — *Yano K.* Sex-chromosomes and polyploidy of *Polytrichum*. — *Bot. Mag. Tokyo*, 1953, vol. 66, N 781/782, p. 197—202. — *Yano K.* Chromosomes in *Bryaceae*-mosses. — *Bot. Mag. Tokyo*, 1956, vol. 69, N 813, p. 156—161. — *Yano K.* The karyotypes of *Plagiothecium* and other 19 genera. — *Jap. J. Genet.*, 1957, vol. 32, N 2, p. 67—72. — *Yano K.* Chromosomes in six species of *Acanthocladium*, *Acroporium*, *Ctenidium*, *Drepanocladus* and *Bryhnia*. — *Jap. J. Genet.*, 1967, vol. 42, N 2, p. 83—88.

Львовское отделение
Института ботаники
им. Н. Г. Холодного АН УССР.

Получено 17 V 1983.

УДК (581.9+581.543) (575.5)

Бот. журн., т. 69, № 9

Л. Е. Родин (редактор)¹

СТАЦИОНАРНЫЕ ИССЛЕДОВАНИЯ ФИСТАШНИКОВ БАДХЫЗА. ДИНАМИКА ФИТОМАССЫ. ОБЩИЕ ИТОГИ

L. E. R O D I N (Ed.). PERMANENT STUDIES OF *PISTACIA VERA* COMMUNITIES IN BADGHYZ AREA. PHYTOMASS DYNAMICS. GENERAL RESULTS

Рассматриваются дальнейшие результаты стационарных исследований (см.: Бот. журн., 1984, т. 69, № 6, с. 799—809, N 7, с. 915—921). Изучены корневые системы 22 видов. Масса корней и других подземных органов сосредоточена в слое 0—30 см (97—98% от их общего запаса) и составляет 75—80% всей фитомассы сообщества. Во влажном году подземная масса в 4 раза превышает надземную, а в засушливом — в 5—6 раз. Величина надземной фитомассы тесно коррелирует с количеством осадков за осенне-весенний период гидрологического года. Интенсивность плодоношения (урожай орехов) *Pistacia vera* сильно изменчива по годам и пока не предсказуема. Интервалы между урожайными годами колеблются в пределах от 1 до 4 лет. Пожары следует рассматривать наравне с другими экологическими факторами. Растения фисташковых редколесий — это пиропфиты, адаптированные к воздействию огня.

Р и з о л о г и ч е с к и е и с с л е д о в а н и я (И. Г. Рустамов, Б. Р. Имамкулиев). Исследованы корневые системы 22 видов (11 многолетников, 3 двулетних и 8 однолетних) в эфемеро-мятликово-осоковых сообществах, приуроченном к сероземным супесчаным почвам. Доминанты сообщества в этом отно-

¹ В написании статьи участвовали И. Г. Рустамов, Туркменский государственный университет, Ашхабад (ТГУ); Б. Р. Имамкулиев, ТГУ; Б. К. Ганнибал, БИН; В. И. Кузнецов, Сунт-Хасардагский государственный заповедник, Каракала; Л. Е. Родин, БИН. В дальнейшем после названия раздела в скобках указана фамилия автора.

шении специально не изучались. Корневые системы некоторых многолетних трав (*Astragalus agameticus* Lipsky и *Cousinia raddeana* C. Winkl.) относятся к универсальному типу с глубоко проникающими (до 2,2 м) главным (стержневым) корнем и хорошо выраженными боковыми ответвлениями. У клубневых и луковичных многолетних трав запасающие подземные органы (клубни, луковицы, запасающие участки корня) располагаются на глубине от 3 до 35 см и дают множество вертикально направленных в глубь корешков. Корни 1—2-летних трав, в том числе эфемеров, вертикального типа, стержневые, углубляются до 100—150 см. Необходимо отметить, что в Каракумах корни эфемеров размещаются главным образом в верхнем слое почвы — 0—40 см (Петров, 1933; Свешникова, 1955; Нечаева и др., 1973).

Корневые системы многолетних и однолетних травянистых растений по глубине залегания превосходят высоту надземной части особей в 2—5 раз. Однако по отношению показателей надземной и подземной фитомассы друг к другу наблюдается обратная картина: вес надземных органов во много раз превышает массу корней, особенно у однолетних трав.

Не имея возможности привести материалы по каждому из 22 изученных видов, мы обобщили их по группам продолжительности жизни и получили следующие средние соотношения надземной и подземной масс: однолетники — 7.2 : 1.0, двулетники — 6.9 : 1.0; многолетники — а) 2.3 : 1.0 (5 видов), б) 1.0 : 3.2 (6 видов).

Однолетние и двулетние растения, существующие за счет влаги текущего года, способны образовывать значительную надземную массу при весьма слабом развитии корней (в 7 раз уступают по массе надземной части). Многолетние растения делятся на две группы: с преобладающей вдвое надземной массой (это преимущественно стержнекорневые растения *Cousinia raddeana*, *Muretia oerolanic* Kogov. и др.) и с преобладанием подземной массы (луковичные и клубненосные растения *Allium fibrosum* Regel, *Bongardia chrysogonum* (L.) Spach, *Scorzonera litwinowii* Krasch. et Lipsch. и др.).

Конечно, это весьма предварительное заключение, основанное на ограниченном материале. Необходимо привлечение большего количества исследованных видов разных жизненных форм, типов корневой системы и других признаков.

Количественный учет подземной части всего сообщества проводили в 1979—1981 гг. методом монолитов при одновременном учете надземной массы. Каждый год (1979—1981) брали монолиты 50×50 см в 2-кратной повторности: № 1 и 2 в 1979 г. на глубину 1 м, № 3 и 4 в 1980 г. — на глубину 50 см и № 5—6 в 1981 г. — на глубину 30 см (табл. 1).

В благоприятном по гидротермическим условиям 1979 г. (годовая сумма осадков 329 мм, в том числе за март—апрель выпало 126 мм, данные метеостанции Кызылджар) на 1 м² в горизонте 0—50 см было в среднем 2169 г корней. В засушливом 1980 г. (годовая сумма осадков 223, за март—май — 91 мм) масса корней немного больше — 2490 г/м². Это объясняется развитием более разветвленной корневой системы в связи с недостатком влаги в почве. Масса корневищ во влажный год оказалась равной 481, в засушливый — 338 г/м². Луковички *Poa bulbosa* L. составили по влажном году в среднем 331, а в засушливом — 374 г/м² (табл. 2).

Основная масса корней сосредоточена в верхних горизонтах почвы. Так, в слое 0—20 см содержится их 93—94%, а в слое 0—30 см — 97—98. Ниже 50 см глубины находятся только 0.6—0.8% всей корневой массы в метровом слое почвы по данным учета 1979 г.² Корни в общей фитомассе сообщества составляют от 66 до 75% (в различных повторностях в 1979 и 1980 гг.), если же учесть все подземные части (т. е. корни, корневища и луковицы), то доля их в фитомассе окажется еще выше — от 75 до 85% (табл. 1).

Содержание мертвого органического вещества (мортмассы) в исследуемом сообществе оказалось в среднем довольно значительным: 380.7 г/м² (по данным

² В 1980—1981 гг. учет количества корней проводили до глубины 50 см в связи с установленным в предыдущем году ничтожным количеством корневой массы во втором полуметре почвы.

ТАБЛИЦА 1

Распределение корней и других подземных органов, органических включений и мортмассы в почвах эфемеров-милликово-осокового сообщества в Бадххве по горизонтам, г/м² (возд.-сух. вес) в 1979—1981 гг. (№ 1—6 — повторности)

Слой почвы, см	Корни			Корневища и луковичы	Включения от над- земных частей	Мортмасса	Сумма органиче- ского вещества
	г/м ²	%	г/м ²				

1979 год							
	№ 1	№ 2	№ 1	№ 2	№ 1	№ 2	№ 1
0—10	1407.6	67.9 *	1681.5	478.1	33.2	10.9	2100.3
10—20	568.0	25.7 * 98.0 **	327.3	—	84.6	—	655.6
20—30	96.6	4.4 *	90.3	—	262.1	—	358.7
30—40	21.9	1.0	30.2	—	113.8	—	135.7
40—50	7.0	0.3	17.9	—	39.3	—	46.3
0—50	2191.1	99.3	2147.2	478.1	36.2	10.9	3296.6
50—60	3.3	0.2	7.5	—	—	—	3.3
60—70	2.6	0.1	5.0	—	—	—	2.6
70—80	2.7	0.1	1.6	—	—	—	2.7
80—90	1.3	0.1	1.2	—	—	—	1.3
90—100	1.5	0.1	0.8	—	—	—	1.5
0—100	2202.5	100	2163.3	478.1	36.2	10.9	3308.0

1980 год							
	№ 3	№ 4	№ 3	№ 4	№ 3	№ 4	№ 3
0—10	2109.2	80.1 *	1769.4 *	341.3	24.4	20.2	2677.5
10—20	372.6	14.1 * 98.4 **	432.0 * 98.1 **	—	15.3	12.3	505.6
20—30	107.2	4.2 *	104.7 *	—	0.2	0.3	123.9
30—40	32.9	1.2	22.7	—	—	0.3	39.3
40—50	9.4	0.4	20.9	—	—	—	11.1
0—50	2631.3	100	2349.7	341.3	39.9	33.1	3357.6

1981 год							
	№ 5	№ 6	№ 5	№ 6	№ 5	№ 6	№ 5
0—10	1315.2 *	—	1540.0 *	498.7	205.6	28.8	2080.3
10—20	263.4 *	100 **	267.0 *	2.5	122.2	94.6	398.1
20—30	55.1 *	—	90.1 *	—	45.3	29.1	101.6
0—30	1633.7	—	1897.1	504.2	373.1	152.5	2560.0

Примечание. Дважды звездочками отмечена сумма трех цифр, помеченных одной звездочкой.

ТАБЛИЦА 2

Величина фитомассы эфемеро-мятликово-осокового сообщества Бадхыза, г/м² (возд.-сух. вес) (№ 1—6 — повторности)

	Сроки взятия образцов						1979—1981 <i>M</i> ± <i>m</i>
	20 IV 1979		17 IV 1980		17 IV 1981		
	№ 1	№ 2	№ 3	№ 4	№ 5	№ 6	
Фитомасса	3327.4	3271.0	3563.8	3150.2	2324.0	2825.5	3077.1 ±180.0
Листостебельные образования	1124.9	1107.7	932.5	800.5	690.3	928.4	
Надземные части	410.3	199.8	175.2	132.9	129.3	150.0	
Осока	158.8	77.0	68.6	70.0	90.1	62.9	
Мятлик	183.8	64.4	82.0	34.5	11.4	22.6	
Разнотравье	67.7	58.4	24.6	28.4	27.8	19.5	
Луковички мятлика	236.5	425.6	422.2	326.3	103.2	322.2	
Подземные части	478.1	483.3	335.1	341.3	457.8	501.2	
Корневища	478.1	483.3	335.1	341.3	399.5	443.7	
Луковицы	—	—	—	—	58.3	57.5	
Корни	2202.5	2163.3	2631.3	2349.7	1633.7	1897.1	2146.4 ±141.9
Масса корней (%) от всей фитомассы	66	66	74	75	70	67	
Итого	646.8	624.4	597.4	459.2	232.5	427.2	
Надземные части и луковички мятлика							
Подземные части	2680.6	2646.6	2966.0	2691.0	2091.5	2398.3	
То же, %	81	81	83	85	90	85	
Мертвая	716.1	359.6	480.9	172.4	289.2	266.3	
Надземная	124.9	75.0	129.8	92.7	193.8	217.8	380.7 ±79.5
Подземная	591.2	284.6	351.1	79.7	95.4	48.5	
Общая сумма органического вещества	4043.5	3630.6	4044.7	3322.6	2613.2	3091.8	3457.85 ±229.6
Отношения							
Листостебельные образования : корни	1 : 2	1 : 1.95	1 : 2.8	1 : 2.9	1 : 2.4	1 : 2	
Надземные части : корни	1 : 3.4	1 : 3.5	1 : 4.4	1 : 5.1	1 : 7	1 : 4.4	
Надземные части : подземные части	1 : 4.1	1 : 4.2	1 : 4.9	1 : 5.9	1 : 9	1 : 5.6	

табл. 2), что составляет около 11% от общей суммы органического вещества. Несомненно, что такое количество мортмассы накопилось не за один год.

Колебания количества корней в различные по условиям годы не столь значительны, как колебания количества надземной части; так, для корней отклонения от средней составляют 9—13, тогда как для надземной массы они равны 13—20%. Существенно, что 75% мортмассы сосредоточено в подземной сфере сообщества (табл. 2). Доля же самой мортмассы в органическом веществе подземной сферы небольшая — 10%, основная масса принадлежит живым корням, корневищам и луковицам — более 88% (табл. 2). Живые, деятельные органы сосредоточены в верхнем 0—20 см слое почвы, составляя 92% от всего органического вещества в нем.

К сожалению, нет возможности сравнить приведенные данные о мортмассе с материалами по сходным фитоценозам из-за отсутствия сведений в литературе. Отметим лишь, что в Юго-Восточных Каракумах (Репетек) содержание мортмассы в синузии илака (*Carex physodes* Bieb.) незначительное: 10—40 г/м², причем это относится в основном к подземной части илака (Мирошниченко, 1978). В Центральных Каракумах (Нечаева, Ищенко, 1969) в надземной части эфемерово-илаковой микроассоциации мертвый покров составил ничтожную величину (1.2 г/м²). Однако во многих сообществах пустынной зоны (в полынных, полукустарничковых, солянковых) в связи с медленным разложением и минерализацией отмершего органического материала в течение ряда лет накапливается большое количество мортмассы (Рустамов, 1971; Быков и др., 1974, 1977; Османова, Курочкина, 1974; Османова, 1977).

Отношение надземной и подземной массы в исследуемом сообществе (табл. 2) показывает, что масса корней превышает количество надземной фитомассы во влажном году (1979) в 3.5, а в засушливом (1980) в связи со слабым развитием надземных органов — в 4—5 раз. Масса всех подземных органов (корни, корневища, луковицы) превышала массу надземных частей в 4 раза в 1979 г. и почти в 5—6 раз — в 1980 г. Если же сравнивать только живые органы, то на 1 г живых листостебельных образований (надземных и подземных) приходится 2—4 г корней (табл. 2).

Эти данные согласуются с соответствующими показателями для эфемерово-осоковой растительности (Нечаева, Ищенко, 1969; Нечаева, 1979; Мирошниченко, 1978).

И з у ч е н и е д и н а м и к и ф и т о м а с с ы (Б. К. Ганнибал). На выбранном для экспериментов участке (выровненная часть западного макросклона в разреженном фисташнике, полнота древостоя 0.2) ежегодно проводили учет надземной фитомассы травяного покрова межкрупных пространств в эфемерово-мятликово-осоковом сообществе.

Основным показателем продуктивности растительности, позволяющим сравнивать результаты фотосинтетической деятельности сообщества по годам, является количество надземной фитомассы в период максимального развития ценоза. Этот период приходится на конец марта—середину апреля и характеризуется наибольшим числом цветущих видов и относительно низким процентом отмерших частей растений по сравнению с живыми.

Главным фактором, определяющим продукцию конкретного года, являются осадки — их общее количество и распределение в период вегетации. Особенно важны для растительности сроки начала выпадения осадков и их сумма в первые месяцы вегетации. По нашим наблюдениям, если за октябрь—ноябрь выпадет более 50 мм осадков, то хороший «урожай» гарантирован, если менее 25 мм, то год будет засушливым, а фитомасса — незначительной. Зимние и весенние осадки в этом случае не могут компенсировать недостатка влаги в начале сезона.

Погодичная динамика максимума фитомассы хорошо коррелирует с показателями осадков за вегетационный период и за осень по гидрологическим годам (табл. 3).

В общей фитомассе основная роль принадлежит *Carex pachystylis* J. Gay, около 60% (среднее значение за 5 лет). Содоминант — *Poa bulbosa* — дает 25% массы, *Onobrychis pulchella* Schrenk — 12, а все остальное разнотравье — только 3. Однако в разные по увлажненности годы эти показатели претерпевают

ТАБЛИЦА 3

Величина фитомассы и осадков в эфемеро-мятликово-осоковом сообществе Бадхыза за 1976—1981 гг.

Показатель	1976/1977	1977/1978	1978/1979	1979/1980	1980/1981	Среднее за 5 лет
Живая надземная фитомасса, г/м ²	47	124	165	73	47	91
Масса ветоши этого года, г/м ²	3	3	7	13	18	9
Вся надземная фитомасса, об- разованная с начала сезона, г/м ²	50	127	172	86	65	100
Количество осадков за год, мм	170	256	385	223	244	256
Количество осадков в октяб- ре—ноябре, мм	22	53	73	8	8	33

сильные изменения. Так, в засушливые годы в травяном покрове обычно отсутствует эспарцет, а во влажные — его доля достигает 20% общей фитомассы. Осока в сухие годы по массе превосходит мятлик в 4 раза и более, во влажные — может сравняться с ним по массе. Доля разнотравья ни разу не превысила 6%. Осока проявляет себя в сообществе наиболее засухоустойчивым и стабильным растением как доминант и эдификатор, мятлик остро реагирует на изменения влажности.

Сезонная динамика фитомассы травяных ценозов в Бадхызе определяется в первую очередь режимом выпадения осадков, а также чередованием «засушливых» и «влажных» лет. Травяной покров развивается в основном в осенне-зимне-весенний период с максимумом весной и ксеротермической паузой летом. К началу вегетационного периода в ноябре—декабре надземная фитомасса представлена в основном ветошью этого года, частично ветошью прошлых лет. После «сухой» весны масса ветоши составляет около 20, после «влажной» — 60 г/м². В целом к осени сохраняется приблизительно $\frac{1}{3}$ продуцированной за предшествующий сезон фитомассы.

За осенне-зимне-весенний период ветошь испытывает действие сильных ветров, нагрузку характерной здесь ожеледи, влияние животных. До апреля сохраняются стоячими только часть стеблей эспарцета и генеративных побегов мятлика; масса их достигает максимум 5 г/м², как это было после аномально благоприятного для растительности сезона 1975—1976 гг.

Весной, в период максимального развития ценозов, отношение ветоши этого года и живой надземной массы бывает различным и зависит как от степени влажности сезона вообще, так и от количества осадков в марте—апреле. При растянутой влажной весне живая масса составляет 90—95% всей надземной массы, а в сухие весны доля ее снижается, но ветоши, наоборот, возрастает и достигает 30%. Во второй половине мая растительность представлена исключительно ветошью. К середине лета около половины ветоши переходит в подстилку. Масса накопленной подстилки (свежий и полуразложившийся опад) также испытывает значительные колебания по сезонам и по годам. Наибольших значений масса подстилки достигает к зиме, особенно после благоприятного сезона с хорошим «урожаем». Так, например, в декабре 1979 г. она составила 250 г/м² при среднем многолетнем значении для этого периода 144. Максимальная масса подстилки была отмечена весной в 1977 г. после исключительно благоприятного сезона 1975—1976 гг. — 160 г/м². За относительно теплый и влажный период с ноября по апрель происходит интенсивное разложение подстилки, ее масса сокращается примерно на 40%.

Корневая масса эфемеро-мятликово-осокового сообщества имеет небольшие сезонные колебания — $\pm 10\%$, среднее ее значение близко к 1500 г/м². Основная масса корней — около 95% — сосредоточена в слое почвы 0—20 см и около 75—80% — в слое 0—10 см. Более 80% массы верхнего слоя составляют корни и корневища осоки и только 15% — дерновинные луковички и корни мятлика.

Подземная масса ценоза значительно превосходит надземную — в среднем в 15 раз, и в 6 раз — всю органическую массу (включая живые растения, ветошь и подстилку).

Динамика плодоношения фисташников Бадхыза за 1948—1980 гг. (В. И. Кузнецов). Архивные и бухгалтерские документы и научные отчеты за годы существования Бадхызского государственного заповедника, опросные сведения, а также литературные источники позволили выяснить количество заготовленного в Пулихатумской роще фисташкового ореха за 30 лет (с 1948 по 1980 г. включительно, без 1957, 1970 и 1972 гг., для которых отсутствуют сведения об урожае), а также о плодоношении за каждый год по отдельным урочищам рощи. Данные о количестве собранного ореха не находятся в прямой зависимости от биологического урожая, однако в целом они отражают многолетнюю динамику плодоношения фисташников.

В Пулихатумской фисташковой роще традиционно различаются следующие урочища: Кепеле (вместе с Капланлы), Акарчешме, Керлек, Гязгядык. В целом эти урочища соответствуют основным типам местности (в ранге ландшафта) этой части Бадхыза.

Различные условия произрастания фисташки сказываются на частоте урожайных лет и уровне плодоношения. Наиболее продуктивным является Кепелинский участок фисташковой рощи (табл. 4). Плодоношение далеко не всегда происходит во всех урочищах рощи. За исследуемый период плодоношение во всех, либо в большинстве урочищ наблюдалось 11 раз. Также 11 раз отмечался урожай только в одном или нескольких урочищах; 11 раз урожая не было вовсе. Следовательно, годы, урожайные по всей территории рощи, урожайные лишь в отдельных ее урочищах и неурожайные соотносятся как 1 : 1 : 1.

ТАБЛИЦА 4

Число лет с различными уровнями плодоношения в урочищах Пулихатумской фисташковой рощи с 1948 по 1980 г.

Уровень урожая *	Кепеле	Акарчешме	Керлек	Гязгядык
Плодоношения не было	14	15	17	19
Низкий	6	5	6	5
Средний	3	6	3	6
Высокий	7	4	4	—

* «Низкий» уровень урожая соответствует 1 и 2 баллам, «средний» — 3, «высокий» — 4 и 5 баллам шестибальной шкалы В. Г. Каппера для глазомерной оценки урожая.

Уровень плодоношения фисташки настоящей подвержен значительным колебаниям. Высокие урожаи, когда в заповеднике было собрано свыше 50 т орехов-сырца, отмечался 6 раз (1950, 1956, 1958, 1965, 1975, 1977 гг.); средние (заготовлено 20—50 тонн) — 4 раза (1953, 1960, 1970, 1979 гг.); низкие (меньше 20 тонн) — 22 раза. Таким образом, по показателям заготовок соотношение урожайных лет (высокий и средний уровни урожая), малоурожайных и неурожайных соотносится примерно как 1 : 2.

Годы с обильным или средним по уровню урожаем, как правило, чередуются с неурожайными годами. Интервалы между урожайными годами изменяются от 1 до 4 лет (в среднем 2.1 года).

Влияние пожаров на фисташковые редколесья (Л. Е. Родин). Наблюдения за последствиями пожара были продолжены и после опубликования статьи о пирогенном факторе (Родин, 1981). Таким образом, были проведены наблюдения в течение 4 лет (1979—1982) после пожара.

В искусственном насаждении фисташки настоящей 22-летнего возраста (посев 1956 г.) пожар в июле—августе 1978 г. сильно повредил растения: 97% молодых кустообразных деревьев (средняя высота 156.38 см) отмерли в своей надземной части. Однако уже в мае 1979 г. от ксилоподия отмерших особей

начали отрастать порослевые побеги, отличавшиеся очень интенсивным линейным приростом, они были густо облиственны, нормально ветвились и имели в полном благополучный вид. В то же время не поврежденные огнем деревца характеризовались значительно меньшими показателями линейного прироста (табл. 5). Это позволяет заключить, что пожары не губительны для молодых деревьев, так как стимулируют отрастание у них новых, порослевых побегов. Через 4 года после пожара эти побеги уже превосходят по высоте «материнские» особи. Факт этот общеизвестен в лесоведении.

ТАБЛИЦА 5

Линейный прирост побегов (в см) у *Pistacia vera* за 1979—1982 гг.

1979	1980	1981	1982	За 4 года
------	------	------	------	-----------

Поврежденные пожаром в 1978 г.

72.7 ± 0.85 | 47.0 ± 1.47 | 26.17 ± 1.19 | 41.29 ± 1.76 | 187.16

Не поврежденные пожаром в 1978 г.

15.0 ± 0.91 | 16.0 ± 1.08 | 10.50 ± 0.77 | 18.11 ± 1.09 | 59.61

Как было указано ранее (Родин, 1981), погибло около 15—20% деревьев в естественных насаждениях, причем это были почти исключительно старые экземпляры. Молодые же деревья, если у них погибла надземная часть, также образовали порослевые побеги от основания стволов со столь же интенсивным линейным приростом. Таким путем обеспечивается «смена поколений» и фиштанники сохраняют и впредь облик характерных разновозрастных редколесий.

Травяной покров межкрупных пространств (эфмерово-мятликово-осоковое сообщество) был уничтожен пожаром. Однако в почве сохранились не поврежденные огнем семена; также сохранилась и жизнеспособность *Carex pachystylis* и *Poa bulbosa*. В результате следующей весной (1979 г.) внешний облик растительного покрова горевших и негоревших участков не различался. Анализ флористического состава показал, что на протяжении 4 лет одни и те же виды имеют встречаемость 100% в обоих вариантах (*Carex pachystylis*, *Poa bulbosa*, *Eremostachys labiosa* Bunge, *Scorzonera litwinowii*, *Delphinium semibarbatum* Bien. ex Boiss. *Erysimum badghysi* (Korsh.) Lipsky ex N. Busch, *Cousinia schistoptera* Juz.). Еще 6 видов характеризуются встречаемостью 70—90% (*Allium fibrosum*, *Stipa hohenackeriana* Trin. et Rupr., *Bongardia chrysogonum*, *Astragalus agameticus*, *Onobrychis pulchella*, *Gagea afganica* Terr.) и 5 видов — встречаемостью 65% (*Aphanopleura leptoclada* (Aitch. et Hemsl.) Lipsky, *Onobrychis chorassanica* Bunge, *Psoralea drupacea* Bunge, *Muretia oeroilanica*, *Astragalus barrovianus* Aitch. et Baker). Следовательно, основа сообщества, его эдификаторы, доминанты и субдоминанты сохранились и после пожара. Отличия наблюдались лишь в составе эфмеров, наличие и численность которых сильно колеблется по годам и зависят от благоприятных экологических условий текущего года.

Показатели продуктивности определяли ежегодно на протяжении 4 лет (1972—1982 гг.). Если в первом году после пожара фитомасса (надземная) уменьшилась на 1.15 г/м², или на 1.3% по сравнению с контролем (т. е. с фитомассой негоревших участков), то в среднем за 4 года количество фитомассы оказалось больше на 1.72 г/м², или на 2.5%, что лежит ниже ошибки метода (табл. 6).

Мы также учитывали сумму органического вещества (фитомасса + мортмасса). В первый год после пожара на горевших участках количество его было меньше на 13% (так как почти отсутствовали ветошь и подстилка, уничтоженные огнем). В среднем за 4 года сумма органического вещества оказалась больше на 3%, чем на негоревших участках (табл. 7).

Таким образом, можно заключить, что показатели как надземной фитомассы, так и суммы органического вещества участков, подвергшихся воздействию огня

ТАБЛИЦА 6

Показатели фитомассы травяного покрова за 1979—1982 гг. в фисташниках Бадхыза (г/м², возд.-сух. вес) (средние данные: 1979 г. — 1 учет, 1980—1982 г. — по 3 учета, повторность — 5)

Участки	1979 М	1980 М	1981 М	1982 М	1979—1982 М ± m; S, %
Негоревшие	90.0	59.17	53.10	70.0	68.07 ± 3.19; 4.7
Горевшие	88.85	66.70	48.20	75.40	69.79 ± 5.95; 8.9

Примечание. Учеты фитомассы, подстилки и ветоши и предварительная статистическая обработка данных проведены Н. А. Заленской.

ТАБЛИЦА 7

Показатели суммы органического вещества (фитомасса + мортмасса) травяного покрова (г/м², возд.-сух. вес) за 1979—1982 гг. в фисташниках Бадхыза (средние данные, как в табл. 6)

Участки	1979 М	1980 М	1981 М	1982 М	1979—1982 М ± m; S, %
Негоревшие	127.0	88.7	84.6	95.5	98.9 ± 9.94; 10.5
Горевшие	111.0	104.8	96.4	94.0	101.5 ± 7.82; 3.8

и не горевших, оказываются весьма близкими. Следовательно, растения травяного покрова межкронных пространств фисташников Бадхыза — это адаптированные к воздействию огня пирофиты, которые обеспечивают сохранение сообществ в состоянии присущего им гомеостаза.

Заключение (Л. Е. Родин). Биогеоценологические исследования в Бадхызе продолжаются. Для установления достоверных взаимозависимостей между организмами и средой необходимы более длительные сроки, и наши данные, опубликованные в «Ботаническом журнале» (1984, т. 69, № 6 и 7), и данная статья являются предварительными. Однако уже теперь можно сделать некоторые общие выводы.

Эдификаторы, доминанты и субдоминанты фисташников — это типичные пирофиты, хорошо адаптированные к постоянному, на протяжении тысячелетий проявляющемуся пирогенному фактору. При пожарах погибают главным образом старые деревья, на молодых же от ксилоподия образуются порослевые побеги, обладающие активным ростом. Таким путем в многолетнем цикле происходит смена поколений и популяция сохраняется. *Carex pachystylis* и *Poa bulbosa* — ярко выраженные эдификаторы-строители сообществ межкronовых пространств не только по их постоянному участию, но и по круговороту веществ и энергии (на них приходится 75—90% годичной продукции, 88% транспирационной воды и др.). Оба эдификатора также являются пирофитами, как и все остальные виды сообществ. Эта их особенность обеспечивает постоянство видового состава и быстрое восстановление продуктивности после пожаров.

Растительность фисташников складывается представителями многих феноритмотипов, и в условиях климата Бадхыза в любой период года можно наблюдать вегетирующие растения. Вертикальная структура травостоя соответствует фазам развития фисташников. Подъярусы закономерно размещены не только в пространстве, но и во времени. Таким путем в большой мере используются ресурсы среды.

Эфемеры и эфемероиды Бадхыза отличаются пока непредсказуемой ритмичностью массового цветения и плодоношения, образуя одновидовые красочные аспекты, своеобразные «волны жизни», зависящие, по-видимому, от определенного сочетания многих факторов (температуры, запасов влаги, наличия семян и их всхожести, жизнеспособности всходов и др.), что может быть установлено при длительном мониторинге.

Корни не только всех многолетних растений, но и эфемеров проникают в почву до горизонта с более или менее постоянной влажностью. Таким образом, корни по существу находятся в кондиционированных условиях, что обеспечивает им благоприятное развитие даже в засушливые годы.

В подземной среде сообществ содержится 80—90% общей фитомассы, причём более 88% её принадлежит живым корням, корневищам и луковичам. Таким образом, круговорот вещества совершается в основном в подземной сфере, которая является энергетической кладовой ассимилятов, аккумулирует наиболее биологически активные элементы (К, Са, Р) и образует резерв плодородия в почве (Родин, 1961; Evenari, 1981). Существенно при этом, что соотношение листостебельных образований и корней в нормальные годы равно 1 : 2, тогда как в засушливые годы — 1 : 3 (округленно по табл. 3), т. е. корни менее подвержены годичной флуктуации увлажнения и, следовательно, представляют постоянный (или долговременный) «капитал» сообщества.

В сообществах фисташников заметное участие принимают многие виды почвенных водорослей, мхов и лишайников. Они слагают напочвенные и эпифитные (на деревьях фисташки) синузии, что существенно донасыщает структуру сообществ фисташников, усложняет их функционирование, увеличивает первичную продукцию. Благодаря фотосинтезу, азотфиксации и захвату аэрозолей они вовлекают большее число элементов в экосистему.

Улучшению плодородия почвы фисташников содействуют олигонитрофильные микроорганизмы-ауксотрофы, которые развиваются за счет минеральных соединений и переводят их в формы, доступные высшим растениям. Многие микроорганизмы фиксируют азот воздуха и тем увеличивают его содержание в почве. Установлено, что после выгорания ветоши и подстилки повышается микробиологическая активность почвы. В подкороновых пятнах под деревьями фисташки почвы отличаются большим содержанием гумуса, здесь выше активность микроорганизмов, отмечается более высокая плотность поселения животных.

Итак, наши работы принесли новые факты, умножили наши знания. Знание и понимание — не синонимы. И все же в итоге можно сказать, что нам удалось накопить не только некоторые новые знания об экосистеме фисташковых редколесий, но и продвинуться по пути их понимания. Последнее должно стать главной задачей дальнейших исследований в Бадхызе.

ЛИТЕРАТУРА

- Быков Б. А., Кириченко Н. Г., Анапиев И. И. Малые Барсуки, стационар Терескент. — В кн.: Продуктивность растительности аридной зоны Азии. Л.: Наука, 1977, с. 7—30. — Быков Б. А., Кириченко Н. Г., Коновалова Е. С. Серополытник. — В кн.: Биологическая продуктивность растительности Казахстана. Алма-Ата: Наука (КазССР), 1974, с. 18—51. — Мирошниченко Ю. М. Продуктивность, потенциальные возможности и оптимальные улучшения аридных экосистем. — В кн.: Улучшение и рациональное использование растительности аридной зоны. Л.: Наука, 1978, с. 151—165. — Нечаева Н. Т. Динамика продуктивности растительности. — В кн.: Продуктивность растительности Центральных Каракумов в связи с различным режимом использования. М.: Наука, 1979, с. 54—90. — Нечаева Н. Т., Василевская В. К., Антонова К. Г. Жизненные формы растений пустыни Каракумов. — М.: Наука, 1973. 243 с. — Нечаева Н. Т., Ищенко Г. Е. Продуктивность эфемерово-илаковой (*Sarcx physodes* — *Ephemerae*) микроассоциации в Каракумах. — Бот. журн., 1969, т. 56, № 8, с. 1158—1168. — Османова Л. Т. Таукумы. Таукумская станция. Первичная продукция. — В кн.: Продуктивность растительной аридной зоны Азии. Л.: Наука, 1977, с. 55—58. — Османова Л. Т., Курочкина Л. Я. Продуктивность растительности Таукумов. — В кн.: Биологическая продуктивность растительности Казахстана. Алма-Ата: Наука (КазССР), 1974, с. 107—177. — Петров М. П. Корневые системы растений песчаной пустыни Каракумы, их распределение и взаимоотношение в связи с экологическими условиями. — Тр. по прикл. бот., ген. и сел., 1933, сер. 1, № 1, с. 113—208. — Родин Л. Е. Динамика растительности пустынь. — М.; Л.: Изд-во АН СССР, 1961. 227 с. — Родин Л. Е. Пирогенный фактор и растительность аридной зоны. — Бот. журн., 1981, т. 66, № 12, с. 1673—1683. — Рустамов И. Г. Материалы по биологической продуктивности полынно-солянковых сообществ Северо-Западной Туркмении. — В кн.: Биоконплексы пустынь и повышение их продуктивности: Тр. 2-й Всес. конф. по пробл. пустынь. Ашхабад: Ылым, 1971, с. 37—46. — Свешникова В. М. О корневых системах эфемеров и эфемероидов в Каракумах. — Тр. Репетекской песчано-пустынной станции АН ТССР. Ашхабад, 1955, т. 3, с. 221—234. — Evenari M. Synthesis. — In: Arid land ecosystems: structure, functioning and management. Cambridge Univ. Press, 1981, vol. 2, p. 555—591.

Бадхызская экспедиция,
Ботанический институт
им. В. Л. Комарова АН СССР,
Ленинград.

Получено 10 V 1983.

Т. Г. Ларина

О ТАКСОНОМИЧЕСКОЙ СТРУКТУРЕ СООБЩЕСТВ
МОЖЖЕВЕЛОВОГО ЛЕСА (JUNIPERETA EXCELSAE)T. G. LARINA. ON TAXONOMIC STRUCTURE OF JUNIPERETA EXCELSAE FOREST
COMMUNITIES

В сообществах можжевельного леса с высокой степенью неоднородности растительного покрова выделены таксономические единицы ранга микроассоциации и ассоциации. Приводятся характеристики фитоценозов, излагаются принципы и методы их выделения.

Выделение таксонов неоднородной растительности горных территорий требует детального изучения пространственной структуры фитоценозов, их состава и строения.

Флористический состав является основным элементом конституционной структуры сообществ, без которого невозможно изучение всех остальных: популяционного, возрастного, флорогенетического, биоэкологического. Видовой состав фитоценозов можжевельного леса разнообразен: на участке можжевеловой формации площадью 40 га на мысе Мартьян (Горный Крым) насчитывается около 280 видов сосудистых растений, а видовая насыщенность в среднем по фитоценозам формации составляет 5—9 видов с колебаниями от 3 до 11 на 1 м².

Для фитоценозов можжевеловой формации характерно неравномерное размещение видов: нормальное встречается крайне редко; распределение Пуассона, так же как и распределения Коула и Неймана, выявлены лишь у небольшого числа видов; большинство же имеет многовершинные кривые распределения (Ларина, Яковлев, 1980).

Строение, или морфологическая структура, фитоценозов можжевельного леса характеризуется нечеткостью вертикального расчленения, неравномерным проективным покрытием всех ярусов, ярко выраженной горизонтальной неоднородностью, пестротой, которые своим возникновением обязаны действию как фитогенных, так и экотопогенных факторов (Ларина, 1980).

Общеизвестно явление фитогенной мозаичности, обусловленное жизнедеятельностью самих растений, их биологическими особенностями и создаваемой ими фитосредой (Сукачев, 1930; Лавренко, 1952; Калинина, 1954; Норин, 1962; Раменский, 1971а, б). Фитогенная мозаичность характеризуется как скрытая, неясная (Ярошенко, 1960, 1961) или случайная (Катенин, 1972).

В фитоценозах можжевеловой формации Крыма фитогенную мозаичность в пределах ярусов образуют чистые заросли некоторых растений, например иглицы понтийской *Ruscus ponticus* Woronow ex Grossh. или жасмина кустарникового *Jasminum fruticans* L.; синузизы из двух или нескольких видов, принадлежащих к разным жизненным формам в пределах одного яруса, например диффузные пятна кустарничков типа фумана *Fumana viscidula* (Stev. ex Palib.) Juz., полукустарничков, таких как тимьян *Thymus callieri* Borb., солнцепет *Helianthemum canum* (L.) Baumg., дубровник *Teucrium chamaedrys* L. s. l., травянистых многолетников, например видов осоки *Carex hallerana* Asso, *C. cuspidata* Host; популяции отдельных видов, образующие небольшие скопления, обусловленные характером их роста и размножения (рис. 1).

Наряду с фитогенной выделяется сложная мозаичность (Тихомиров, 1956; Ярошенко, 1960, 1961; Матвеева, 1970; Раменский, 1971а, б; Катенин, 1972), которая обязана своим возникновением как биотическим, так и абиотическим факторам; среди последних важнейшую роль играет рельеф. Мозаичность сложного типа всегда отчетливо выражена (заметна визуально), в то время как фитогенная мозаичность без применения статистических методов, как правило, не выделяется.

Фитоценозы со сложной мозаичностью предложено называть комплексными сообществами (Богдановская-Гиенэф, 1928; Норин, 1962; Петровский, 1962;

Миняев, 1963). К комплексным, на наш взгляд, относятся и сообщества формации можжевельника высокого (Ларина, 1980). Ценоэлементы (микрофитоценозы), создающие сложную мозаичность, могут быть одно- и многоярусными, они всегда приурочены к определенным местообитаниям, как правило, визуально хорошо различимым. Таким образом, в можжевельовом лесу налицо пространственное сочетание элементарных (далее — неделимых) структурных единиц разной степени сложности. Каждая из них обладает определенными составом компонентов (популяций видов), их соотношением (обилием и размещением), строением (ярусностью), создает особую фитосреду, находится во взаимодействии с другими ценоэлементами и со средой обитания.

Перечисленные признаки дают основание отнести такие ценоэлементы к категории микрофитоценозов (Корчагин, 1976).¹

При крупномасштабной контурной съемке (1 : 100) на каждой из пробных площадей размером 50×50 м в сообществах можжевельника высокого было зарегистрировано от 35 до 45 микрофитоценозов (Ларина, 1980). При этом было установлено, что микрофитоценозы, сходные по структуре и составу и приуроченные к однородным экотопам, повторяются в пределах исследуемого участка можжевельовой формации. На основании общности признаков структуры и местообитания микрофитоценозы были объединены в типы, или микроассоциации (Ярошенко, 1960), число которых на пробной площади (2500 м²) составляет, как правило, от 10 до 15. Среди микроассоциаций выделились 3 группы: фоновые, дополняющие и редкие (рис. 2). Ниже приведена характеристика группы фоновых микроассоциаций (табл. 1), наглядно показывающая различия между микроассоциациями. Коэффициенты сходства флористических списков отра-

¹ Все указанные признаки (за исключением размеров занимаемой территории) характерны для фитоценотического таксона любого ранга, поэтому для полного уяснения таксономического положения того или иного фитоценоза необходимы характеристики основных режимов местообитания, по объективным перепадам которых можно объективно установить ранг таксона и его границы; естественно, различия в показаниях признаков должны резко возрастать при переходе от низших таксонов к высшим, причем оценка этих различий определяется масштабом исследования и его целью.

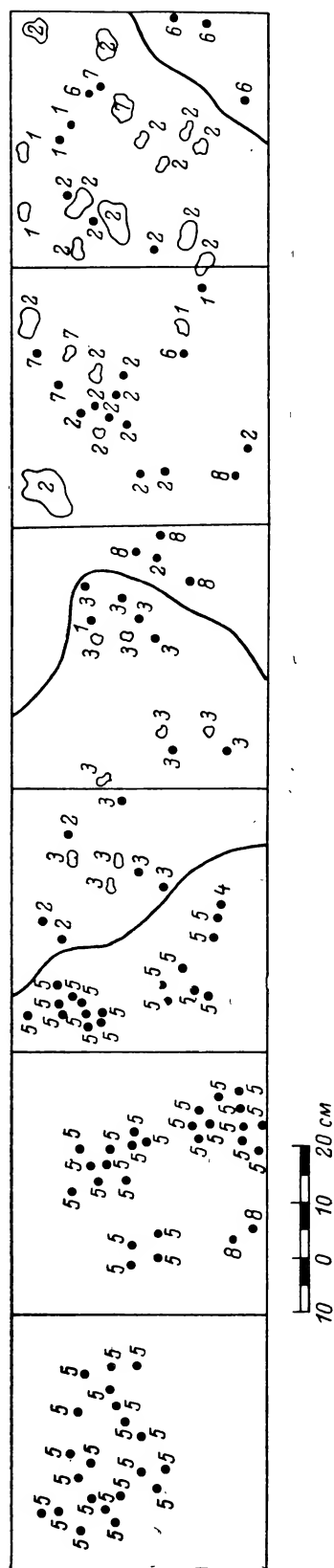


Рис. 1. Фитогенная мозаичность в сообществах формации можжевельника высокого. Съемку проводили с помощью фотокамеры (Волкова, 1965) вдоль трансекта М. 1 : 5.

1 — *Lasiagrostis bromioides*, 2 — *Carex halimifolia*, 3 — *Carex halimifolia*, 4 — *Fibigia elyptoides*, 5 — *Fumaria viscidula*, 6 — *Ruscus ponticus*, 7 — *Poa sterilis*, 8 — *Asperula galioidea*. Цифрами отмечаются пятна мозаики; точками и контурами обозначены площади особей.

Фитоценологические характеристики																	
№ микроассоциации	Площадь микроассоциации, м ²	состав доминантов и содоминантов *	общее число видов	видовая насыщенность		эколого-ценотические группы, %		состав биоморф, %				экземплярная насыщенность		ярусы и подъярусы **	сомкнутость (в баллах) и проективное покрытие, % ***	абсолютное истинное покрытие (%) в микроассоциациях	Условия местообитания
				на 1 м ²	на 1 м ²	Гемиксерофиты	Мезофиты	Мезоксерофиты	однолетники	травянистые многолетники	деревья, кустарники	полукустарники					
1	540	Juniperus excelsa+Arbutus andrachne+(Quercus pubescens)—Juniperus oxycedrus—Coronilla emeroides—Elyturgia nodosa+Lasiagrostis bromoides+(Asperula galloides+Carex hallerana)	26	5.2±0.9	81	4	15	4	46	31	19	62.3±12.1	I II ₁ II ₂ III	0.6—0.9 0.1 5—15 5—10 (30)	1.21	Мелкоземистый делювий с отдельными выходами коренной породы на крутых склонах южной экспозиции	
2	344	Juniperus excelsa+Arbutus andrachne—Juniperus oxycedrus—Coronilla emeroides—Carex hallerana+(Lasiagrostis bromoides)	25	6.4±0.8	82	5	13	4	40	36	20	81.4±9.7	I II ₁ II ₂ III	0.3—0.5 0.1—0.2 10—15 10	0.60	Мелкоземистый, местами среднещебнистый и каменистый делювий с выходами глыб коренной породы на среднекрутых склонах южной экспозиции	
3	270	Cistus tauricus—Elyturgia nodosa+(Asperula galloides)	23	6.8±0.8	78	5	17	9	39	26	26	92.0±10.1	II III	20—30 20—25	2.75	Среднещебнистые стабилизировавшиеся осыпи на среднекрутых склонах южной экспозиции	
4	266	Quercus pubescens+Juniperus excelsa+(Arbutus andrachne)—Juniperus oxycedrus)—Coronilla emeroides+(Cistus tauricus)—Elyturgia nodosa+Lasiagrostis bromoides	31	7.5±0.9	65	3	32	3	55	26	16	120.3±9.0	I II ₁ II ₂ III	0.3—0.5 0.1 10—15 10—15	0.79	Каменисто - крупнощебнистый делювий с участком мелкозема на среднекрутых склонах южной экспозиции	
5	257	Fumana viscidula+Thymus callieri+(Teucrium polium+ Seseli dichotomum)	27	4.0±0.1	68	5	27	—	59	19	22	28.3±2.0	III	5—10	0.41	Мелко- и среднещебнистые осыпи на крутых склонах южной экспозиции	

* Содоминанты указаны в скобках. ** Ярусы выделены по главным жизненным формам; подъярусы — главным образом по высоте растений с учетом экологических, биологических и фитоценологических признаков. *** Баллы выражаются в долях единицы, проценты — в целых числах.

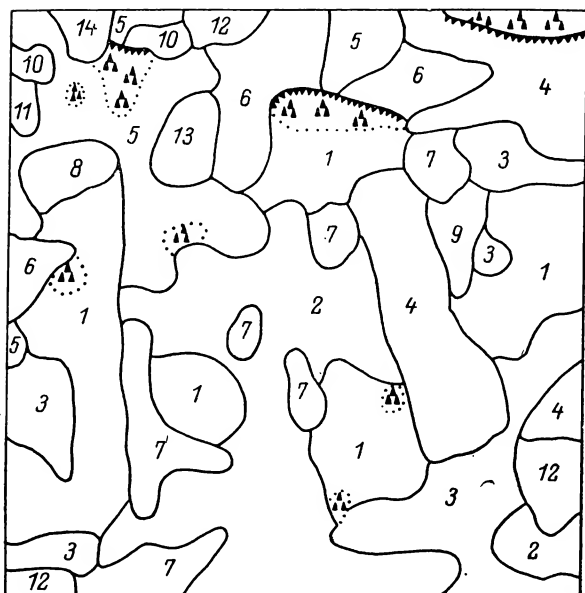


Рис. 2. Морфологическая структура одного из участков формации можжевельника высокого (масштаб съемки 1 : 100).

Микроассоциации: 1—5 — фоновые; 6, 7 — дополняющие; 8—14 — редкие. Треугольники — скальные выходы.

жены в табл. 2. Дополняющие микроассоциации, по-видимому, следует объединить с фоновыми в один сукцессионный ряд, так как они располагаются на аналогичных местобитаниях, а по структуре растительного покрова отличаются от фоновых главным образом отсутствием древесного яруса. На рис. 2 к дополняющим отнесены 2 микроассоциации: *Juniperus oxycedrus*—*Coronilla emeroides*+(*Cistus tauricus*)—*Elytrigia nodosa* на крутых (30—40°) склонах южной экспозиции, сложенных мелкоземистым делювием с отдельными выходами коренной породы; *Cistus tauricus*+(*Coronilla emeroides*)—*Elytrigia nodosa*+*Lasiagrostis bromoides* на мелко- и среднещебнистых осыпях, расположенных на крутых (35—40°) склонах южной экспозиции. Редкие микроассоциации занимают небольшие площади (10—50 м²), причем каждая из них значительно отличается от остальных флористическим составом и строением, а также местобитанием.

Среди редких микроассоциаций, показанных на рис. 2, можно назвать следующие: *Juniperus excelsa*+*Quercus pubescens*—*Cistus tauricus*—*Seseli dichotomum* на крутых (35°) скалистых участках склонов южной экспозиции; *Arbutus andrachne*—*Coronilla emeroides*—*Elytrigia nodosa*—*Fumana viscidula* на крутых (35°) выходах коренной породы, перекрытых мелкоземом; *Juniperus excelsa*—*Coronilla emeroides*—*Fumana viscidula* на среднекрутых (25°) склонах, сложенных крупными глыбами коренной породы, частично перекрытыми мелкоземом; *Juniperus excelsa*—*Juniperus oxycedrus*—*Coronilla emeroides*+(*Jasminum fruticans*)—*Lasiagrostis bromoides* на среднекрутых (25°) мелкоземистых вогнутых участках склонов; *Jasminum fruticans*+(*Coronilla emeroides*)—*Lasiagrostis bromoides* на среднекрутых (30°) склонах южной экспозиции, сложенных крупнокаменным делювием; *Lasiagrostis bromoides*+



Рис. 3. Фрагмент карты растительности можжевельного леса на мысе Мартыян (Горный Крым).

Однородные таксоны (субассоциации), выделенные в составе земляничниково-дубово-можжевельной группы ассоциаций (масштаб съемки 1 : 100): а — *Fumana viscidula*; б — *Cistus tauricus*, в — *Juniperus excelsa*+ (*Arbutus andrachne*+*Quercus pubescens*)—*Herba diversae*; г — *Juniperus excelsa*+*Quercus pubescens*+(*Arbutus andrachne*)—*Cistus tauricus*; д — *Quercus pubescens*+*Juniperus excelsa*+(*Arbutus andrachne*)—*Coronilla emeroides*; е — *Quercus pubescens*+ (*Juniperus excelsa*)—*Ruscus ponticus*; ж — *Quercus pubescens*+(*Juniperus excelsa*+*Fraxinus ornus*)—*Jasminum fruticans*+*Ruscus ponticus*+(*Coronilla emeroides*). 1 — заросли *Bupleurum fruticosum* L., 2 — выходы известняка.

Elytrigia nodosa на пологих (10—15°) вогнутых участках склонов, сложенных мелкоземистым делювием; *Juniperus excelsa*—*Juniperus oxycedrus*—*Cistus tauricus*—*Seseli dichotomum*+*Fumana viscidula* на крутых (35—40°) склонах, представляющих собой крупнокаменистые стабилизировавшиеся осыпи, перекрытые мелкоземом.

Из приводимых данных (табл. 1, 2) следует, что микроассоциации являются самостоятельными частями морфологической структуры растительного покрова можжевельного леса. Однако выделение их не противоречит представлению об ассоциации, как основной таксономической единице.

Специфика строения, сложения и состава микроассоциаций показывает, что без учета этих особенностей нельзя правильно отразить сложную структуру ассоциаций формации можжевельника высокого, дать объективную оценку процессов возобновления, определить запасы биомассы. В литературе приводятся сведения о значении выделения и изучения микроассоциаций для целей классификации (Дылис, 1968) и установления сукцессионных рядов (Ярошенко, 1950; Курочкина, 1962, 1970; Дылис и др., 1964; Сушина, 1968).

На разных участках территории, занятой формацией можжевельника высокого, набор микроассоциаций и их соотношение различны, что необходимо учитывать при выделении таксономических единиц ранга субассоциаций и ассоциаций. При определении границ этих таксонов первостепенное значение при-

обретает выделение экотопов, включающих набор микробиотопов, соответствующих микроассоциациям и образующих единую форму рельефа. С помощью простейших приборов (компаса, эклиметра, плотномера) и визуальных оценок при контурной съемке в масштабе 1 : 100 были выделены однородные местообитания,² в пределах которых имелись определенный набор и соотношение микроассоциаций. На фрагменте карты (рис. 3) показаны выделенные таксоны, которым предварительно присвоен ранг субассоциации. Название с учетом микроассоциационной структуры, как правило, состоит из названий фоновой и дополняющих микроассоциаций. Субассоциации приурочены к следующим местообитаниям: а) щебнисто-мелкоземистые осыпи на крутых (35—40°) склонах верхних частей водоразделов; б) каменисто-щебнистые осыпи на крутых (35—40°) выпуклых участках водоразделов; в) крутые (35°) участки водоразделов, сложенные крупными блоками, частично перекрытыми мелкоземом; г) приводораздельные крутые (30—35°) слабовыпуклые склоны, сложенные каменисто-щебнистым делювием; д) приложбинные среднекрутые (25—30°) слабовогнутые склоны, сложенные мелкоземисто-щебнистым делювием; е) пологие (10—15°) слабвыраженные водоразделы; ж) тальвеги ложбин.

Для каждого выделенного таксона (субассоциации) были проведены почвенные исследования и получены подробные характеристики почв (табл. 3), сделана математическая обработка данных, определены достоверность результатов, коэффициент вариации, ошибка средней. По критерию Стьюдента проведено сравнение всех выделенных таксонов между собой для выявления достоверных различий. Последние не были выявлены между таксонами: а и б, в и г и между таксонами д, е и ж (во всех указанных случаях t_0 больше, чем 2.1 при уровне вероятности 0.95), что повлекло за собой их объединение. В результате 7 ранее выделенных таксономических единиц ранга субассоциации объединены в 3 группы, или 3 комплексные ассоциации: 1 — *Cistus tauricus* — *Fumana viscidula* на крутых (35—40°) осыпных склонах водоразделов; 2 —

ТАБЛИЦА 2

Коэффициенты сходства (по Жаккару) для микроассоциаций одного из участков формации можжевельника высокого

	1	2	3	4	5
1	100				
2	78	100			
3	55	50	100		
4	58	67	57	100	
5	57	48	47	47	100

² Характеристика каждого местообитания включает следующие признаки: форма, относительная высота и глубина расчленения рельефа, крутизна и экспозиция склонов, степень скелетности почвы, геоморфологические процессы (смыв, осыпание, оползание и т. д.).

Juniperus excelsa + (*Arbutus andrachne* + *Quercus pubescens*) — *Cistus tauricus* + *Herba diversae* на крутых (30—35°), сложенных крупными блоками участках водоразделов и приводораздельных склонах; 3 — *Quercus pubescens* — (*Juniperus excelsa* + *Fraxinus ornus* + *Arbutus andrachne*) — *Coronilla emeroides* + *Ruscus ponticus* + *Jasminum fruticans* на среднекрутых (25—30°) приложбинных склонах, пологих (10—15°) слабовыраженных водоразделах и в тальвегах ложбин.

ТАБЛИЦА 3

Химические свойства почв под отдельными таксонами можжевельного леса

Индекс таксона	Глубина отбора образца, см	Гигроскопическая вода, %	Потери при прокаливании, %	CaCO ₃ , %	Подвижные формы, мг/100 г почвы			Водная вытяжка						
					N	P ₂ O ₅	K ₂ O	мг/100 г почвы						
								сухой остаток	HCO ₃	Cl	SO ₄	Ca	Mg	K
а	0—5	3.65	6.06	50.96	1.23	0.60	18.6	0.038	19.52	2.13	10.1	13.2	3.68	3.1
	5—10	3.27	6.23	55.63	1.90	0.66	14.6	0.025	26.84	1.27	34.5	15.1	3.83	1.0
б	0—5	6.17	20.23	35.66	5.76	1.28	35.30	0.118	43.92	2.59	73.8	30.0	4.31	3.9
	5—10	5.32	15.50	36.70	3.96	1.23	32.60	0.129	41.07	3.67	36.3	22.5	6.07	3.5
в	0—5	7.31	20.30	37.03	4.46	1.26	34.00	0.149	42.09	6.13	67.3	34.7	3.57	5.5
	5—10	7.01	20.26	35.86	6.40	1.20	38.60	0.195	38.63	3.19	23.5	31.7	5.58	5.4
г	0—5	7.78	26.13	23.96	4.06	2.06	40.00	0.146	37.41	2.21	68.3	38.4	5.98	4.2
	5—10	6.20	20.50	27.90	4.96	1.86	40.60	0.153	34.77	1.82	39.8	24.0	5.43	4.3
д	0—5	9.60	36.50	26.66	5.76	2.60	28.00	0.179	50.22	1.87	76.8	26.3	3.12	4.6
	5—10	7.37	24.63	32.43	5.00	2.30	28.00	0.168	37.82	2.89	105.6	28.8	4.23	3.4
е	0—5	13.41	48.13	12.33	10.3	3.53	40.00	0.408	87.63	1.88	99.4	77.0	6.24	9.9
	5—10	10.30	36.86	17.63	10.7	3.53	49.30	0.265	88.65	3.42	155.6	59.4	8.96	11.1
ж	0—5	10.44	37.33	15.00	8.63	3.16	44.00	0.227	60.59	2.05	94.7	38.4	6.87	7.2
	5—10	10.72	26.50	16.46	7.13	2.93	42.60	0.199	58.47	1.96	47.5	36.3	6.62	6.3

Таким образом, в пределах исследованной нами территории формации *Junipereta excelsae* выделены 3 уровня неоднородности растительного покрова: мозаичность (в нижнем ярусе сообществ, связанная с характером роста растений), сложная мозаичность (микрофитоценозы и микроассоциации) и комплексность (чередование участков ассоциаций). Такая неоднородность растительного покрова согласуется с гетерогенностью других компонентов биогеоценоза, в частности с неоднородностью почвенного покрова, где также выделяются 3 аналогичных уровня (Карпачевский, 1977): внутрипарцеллярный (связанный с изменением напряженности фитогенного поля эдификатора), парцеллярный (внутрибиогеоценозный) и биогеоценозный.

Автор благодарна Н. И. Рубцову за просмотр рукописи и помощь в оформлении статьи к печати.

ЛИТЕРАТУРА

- Богдановская-Гиензф И. Д. Растительный покров верховых болот русской Прибалтики. — Тр. Петергоф. естеств.-науч. инст., 1928, вып. 5, с. 265—371. — Волкова В. Г. Использование фотокамеры для получения количественных данных по структуре растительного покрова степей. — Бот. журн., 1965, т. 50, № 12, с. 1711—1714. — Дылис Н. В. Парцеллярная структура лесных биогеоценозов и ее лесоводственное значение. — В кн.: Ботаника (исследования), вып. 10, Минск: Наука и техника, 1968, с. 40—54. — Дылис Н. В., Уткин А. И., Успенская И. М. О горизонтальной структуре лесных биогеоценозов. — Бюл. МОИП, отд. биол., 1964, т. 69, вып. 4, с. 144—157. — Калинина А. В. Стационарные исследования пастбищ МНР. — Тр. Монгол. комис., 1954, вып. 60. 124 с. — Карпачевский Л. О. Пестрота почвенного покрова в лесном биогеоценозе. М.: Изд-во МГУ, 1977. 312 с. — Катенин А. Е. Принципы классификации растительных сообществ лесотундрового стационара. — В кн.: Почвы и растительность восточноевропейской лесотундры. Л.: Наука, 1972, с. 105—117. — Корчагин А. А. Строение растительных сообществ. Полевая геоботаника, т. 5. Л.: Наука, 1976. 313 с. — Курочкина Л. Я. К вопросу о сложении растительных сообществ в пустыне. — Изв. АН КазССР, сер. бот. и почвовед., 1962, вып. 1 (13), с. 89—95. — Курочкина Л. Я. Мозаичность псаммофитных сообществ. — В кн.: Мозаичность растительных сообществ и ее динамика. Владимир: Изд-во Владимир. пед. ин-та, 1970, с. 203—217. — Лавренко Е. М. Микрокомплексность и мозаичность растительного покрова степей как результат жизнедеятельности животных и растений. — Тр. Бот. инст. АН СССР, Геоботаника, 1952, вып. 8, с. 40—68. — Ларина Т. Г. О структуре фитоценозов формации *Junipereta excelsae* в Горном

Крым. — Экология, 1980, № 4, с. 38—43. — Ларина Т. Г., Яковлев Л. К. К методике изучения структуры растительных сообществ. — Тр. Гос. Никитск. бот. сада, 1980, т. 81, с. 87—93. — Матвеева Н. В. К вопросу о зональных особенностях горизонтальной структуры растительности тундровых сообществ. — В кн.: Продуктивность биогеоценозов Субарктики: Материалы симп. по рац. использ., охране и воспроизвод. природ. ресурсов Крайнего Севера СССР. Свердловск: Наука, 1970, с. 39—42. — Миняев Н. А. Структура растительных ассоциаций. Растительность Крайнего Севера и ее освоение, т. 4. М.; Л.: Изд-во АН СССР, 1963. 262 с. — Норин В. Н. О комплексности и мозаичности растительного покрова лесотундры. — Пробл. бот., т. 6. М.; Л.: Изд-во АН СССР, 1962, с. 161—171. — Петровский В. В. Комплексные ассоциации в растительном покрове тундры и лесотундры. — Пробл. бот., т. 6. М.; Л.: Изд-во АН СССР, 1962, с. 172—181. — Раменский Л. Г. Учет и описание растительности (на основе проективного метода). — В кн.: Избранные работы. Проблемы и методы изучения растительного покрова. Л.: Наука, 1971а, с. 57—100. — Раменский Л. Г. Введение в комплексное почвенно-геоботаническое исследование земель. — В кн.: Избранные работы. Проблемы и методы изучения растительного покрова. Л.: Наука, 1971б, с. 165—293. — Сукачев В. Н. Руководство к исследованию типов леса. М.: Сельхозгиз, 1930. 40 с. — Сушина Р. Е. К изучению мозаичности лугов Владимирской области. Значение мозаичности для выявления динамики растительных сообществ. — Учен. зап. Владимир. пед. ин-та, сер. бот. и зоол., 1968, с. 5—22. — Тихомиров Б. А. Некоторые вопросы структуры растительных сообществ Арктики. — В кн.: Академику В. Н. Сукачеву к 75-летию со дня рождения. М.; Л.: Изд-во АН СССР, 1956, с. 537—557. — Ярошенко П. Д. Основы учения о растительном покрове. М.: Географгиз, 1950. 217 с. — Ярошенко П. Д. Горизонтальное расчленение растительных сообществ. — Вопр. бот., вып. 3. Л.: Изд-во АН СССР, 1960, с. 101—104. — Ярошенко П. Д. Геоботаника. Основные понятия, направления и методы. М.; Л.: Изд-во АН СССР, 1961. 474 с.

Государственный Никитский ботанический сад,
Ялта.

Получено 20 VII 1982.

УДК 528.914 : 518.9 (470.23)

Бот журн., т. 69, № 9

|А. С. Карпенко

КРУПНОМАСШТАБНОЕ КАРТОГРАФИРОВАНИЕ РАСТИТЕЛЬНОСТИ СТАЦИОНАРА «ИРИНОВКА» (ЛЕНИНГРАДСКАЯ ОБЛАСТЬ)

A. S. K A R P E N K O. LARGE-SCALE MAPPING OF THE VEGETATION OF THE «IRINOVKA»
STATIONAR (THE LENINGRAD DISTRICT)

Рассмотрены некоторые методические вопросы составления крупномасштабной геоботанической карты. Особое внимание уделено динамике лесов.

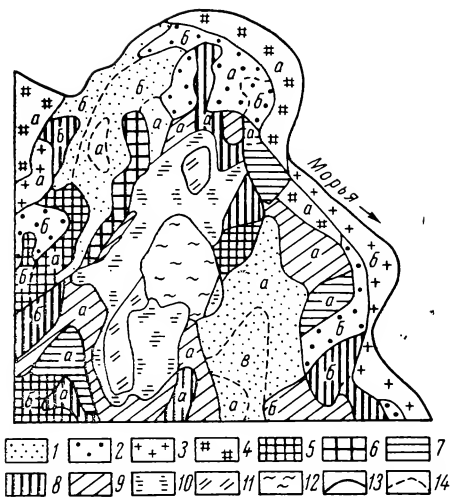
Крупномасштабные геоботанические карты и сопряженные с ними детальные исследования растительности из-за трудоемкости их выполнения ограничиваются, как правило, небольшими территориями и далеко не всегда теми, на которые это требуется в первую очередь. Геоботаническая карта может рассматриваться как организующая научная основа для углубленных ботанических и экологических исследований, при выполнении ряда аналитических карт, закладке профилей и т. п., но главное ее назначение — дать возможно более полную общую информацию о растительности изучаемой территории.

Стационар «Ириновка» Лаборатории растительности лесной зоны Ботанического института им. В. Л. Комарова АН СССР находится во Всеволожском р-не Ленинградской обл., вблизи южного предела подзоны средней тайги на правобережье р. Морьи.

Геоботаническая карта, фрагмент которой приведен на рис. 1, составлена на часть площади стационара, она охватывает территорию около 7 км² от среднего течения р. Морьи на юг до торфопоселков № 11, 12 и 13. Закартированный участок лежит в пределах очень молодой, слегка волнистой и слабо наклоненной к Ладожскому озеру территории Ладожской трансгрессии. Она освободилась от вод после образования р. Невы и быстрого сокращения поверхности озера около 2 тыс. лет назад (Яковлев, 1925; «Ладожское озеро», 1978). Отложения трансгрессии — перемытые пески и супеси, автохтонные и намывные

Рис. 1. Фрагмент геоботанической карты стационара «Ириновка».

Леса. А — зеленомошные: 1 — сосновые зеленомошные брусничные (а — сосновые зеленомошные брусничные с вереском; б — сосновые лишайниково-зеленомошные бруснично-вересковые; в — сосново-березовые молодняки злаковые с брусничкой, вереском и орляком); 2 — елово-сосновые зеленомошные бруснично-черничные (а — березово-сосновые и сосново-березовые с подростом ели зеленомошные черничные с брусничкой и щучкой извилистой, местами с вереском; б — сосново-березовые и березовые с подростом ели, местами с густым подлеском из малины и рябины, с угнетенным моховым покровом бруснично-чернично-щучковые, местами с пятнами орляка); 3 — еловые зеленомошные кислично-черничные и чернично-кисличные (а — березово-еловые и елово-березовые с густым подростом ели зеленомошные с пятнами сфагнов кислично-черничные и чернично-кисличные; б — осиново-березовые с густым подростом ели, с разреженным моховым и травяно-кустарничковым покровом, с черничкой и кислицей); 4 — еловые кисличные с неморальными видами (а — березовые и осиновые с подростом ели травяные с неморальными видами). Б — долгомошные: 5 — сосново-еловые зеленомошно-долгомошные, местами со сфагнами черничные (а — березовые и сосново-березовые с подростом ели зеленомошно-долгомошные, местами с пятнами сфагнов черничные; б — сосновые с березой и подростом ели зеленомошно-долгомошные черничные со щучкой извилистой); 6 — сосновые долгомошные с редкими кустарничками и травами. В — долгомошно-сфагновые: 7 — еловые и сосново-еловые долгомошно-сфагновые черничные без болотных кустарничков (а — сосново-березовые и березово-сосновые с подростом ели долгомошно-сфагновые бруснично-черничные); 8 — елово-сосновые зеленомошно-долгомошно-сфагновые черничные с болотными кустарничками (а — сосновые и березово-сосновые с подростом ели долгомошно-сфагновые бруснично-черничные с болотными кустарничками; б — сосново-березовые и березово-сосновые с подростом ели долгомошно-сфагновые черничные); 9 — сосновые долгомошно-сфагновые болотно-кустарничковые с черничкой, брусничкой и вереском (а — сосновые и сосново-березовые долгомошно-сфагновые и сфагново-долгомошные молиниевые с пятнами болотных кустарничков, черники и вереска; б — сосновые молодняки сфагново-долгомошные болотно-кустарничковые). **Болота.** А — мезотрофные сфагновые облесенные: 10 — осоково (*Carex lasiocarpa*)-пушицево-сфагновые с низкорослой сосной и редкими болотными кустарничками; 11 — пушицево-сфагновые с редколесьем сосны с очень редкими болотными кустарничками; 12 — грядово-мочажинный аапа комплекс (гряды вересково-осоково-сфагновые (*Sphagnum fuscum*) с низкорослой сосной, мочажины осоково-вахново-сфагновые (*S. majus*, *S. papillosum*)); 13 — границы основных картируемых единиц, представленных условно-коренными и длительно-производными сообществами; 14 — границы кратковременно-производных сообществ.



торфяники. На них со временем образовались бедные торфяно-глеевые и торфянисто-подзолисто-глеевые почвы. Кроме того, местами встречаются остатки конечных морен с крупными валунами, которые в виде бугров поднимаются над окружающей местностью. Абсолютные высоты закартированного участка колеблются в пределах от 15 до 20 м с общим уклоном на северо-восток. Максимальные высоты лежат на самом юге территории — на гряде Борисова Грива. Эта гряда являлась системой береговых образований (террас, валов и др.) Ладожской трансгрессии; ее высота над окружающей местностью — около 3,5 м. Сложена она преимущественно песчаным материалом. Береговые образования тянутся параллельно друг другу, снижаясь на северо-восток и отмечая фазы убывания уровня водоема.

Равнинность территории Ладожской трансгрессии способствует медленному стоку и застаиванию атмосферных вод. Избыток влаги удаляется не столько через поверхностный и внутрипочвенный сток, сколько через испарение с поверхности почвы и растениями. Это чрезвычайно благоприятствует развитию здесь процессов заболачивания.

Две основные коренные древесные породы стационара — ель, представленная гибридными формами *Picea abies* × *P. obovata*, и сосна *Pinus sylvestris* — находятся здесь в сложном взаимоотношении. В Приладожье, по данным Г. А. Елиной (1981), в силу особенностей климата фактически сразу после ухода вод Ладожской трансгрессии установилось господство еловых лесов, но около 1500 лет назад началась экспансия сосны, которая продолжается до настоящего времени. Как известно, усиление мезо- и олиготрофного заболачивания в лесах приводит к усилению позиций сосны по сравнению с елью.

Растительность стационара, как и всех других окрестностей Ленинграда, давно и сильно подвергается разнообразным прямым и косвенным воздействиям со стороны человека и поэтому сильно изменена, что вызывает очень большие трудности при ее картировании. Очевидно, первое заметное воздействие на нее началось с петровского времени — с освоения приневских земель. Большое влияние оказывает Ириновское торфопредприятие, которое работает с конца

XIX в. Торфоразработки подступают вплотную к закартированной территории стационара с юга и запада, но основная часть территории не подвергалась непосредственной мелиорации, за исключением некоторых участков по западному краю. На последних сеть дренажных канав была рассчитана не на осушение леса, а на спуск сквозь него вод с близлежащих земель торфопредприятия к магистральным каналам и к р. Морье. Конечно, их дренирующее влияние сказалось на состоянии прилежащих лесов, но лишь на небольшом расстоянии от канав.

Наиболее значительное воздействие со стороны человека на леса стационара осуществлялось в виде рубок и пожаров. Для установления их давности мы использовали как непосредственные наблюдения в природе, так и материалы других ведомств (Всеволожского парклесхоза и топографические карты прежних лет). При полевых геоботанических исследованиях учитывали возраст древостоев, наличие и степень разрушенности пней, огневые раны на деревьях, обугленность пней, наличие углей в почве и торфе и другие признаки.

В связи с интенсивной деятельностью торфопредприятия осуществлялись рубки леса для строительства рабочих поселков и на дрова, особенно в 20-е и 30-е гг. До Великой Отечественной войны были вырублены леса в основном на юге и западе закартированной территории. Во время войны Всеволожский р-н находился в кольце блокады и был практически единственным поставщиком топлива — торфа и дров для Ленинграда. В это время и сразу после войны были вырублены почти все оставшиеся здесь пригодные для рубки леса. Как следствие большой посещаемости этих мест людьми здесь часто возникали пожары. Последний значительный пожар был в 1959 г. В итоге сейчас здесь преобладают древостои в возрасте 35—45 лет, и лишь на небольших участках леса сохранились 70—90-летние древостои, отдельные деревья в них достигают 120—130 лет. На болотах в целом возраст древостоев составляет 75—100 лет, хотя и они частично задеты рубками.

Вследствие рубок и пожаров происходят, как известно, смена хвойных древесных пород лиственными (здесь — преимущественно березой, и в меньшей степени — осиной), усиление позиций сосны в основном за счет ели, смена видов в нижних ярусах леса. Эти результаты воздействий человека на естественный растительный покров сильно осложнили картосоставительские работы, затрудняли приведение в систему современных многочисленных модификаций производных лесов, выявление естественных и антропогенных закономерностей в развитии сообществ. Исследованию антропогенных изменений растительности Ленинградской обл. много внимания уделял А. А. Ниценко (1961 и др.). Он вел изучение, как и мы, широко распространенным в геоботанике методом непосредственных сравнительных наблюдений над растительностью соседних или аналогичных по условиям рельефа, увлажнения, механического состава почв и другим признакам местообитаний, различающихся характером воздействующих антропогенных факторов. Он выделил для каждого из наиболее распространенных подразделений коренной растительности области по несколько рядов смен, связанных с теми или другими типами антропогенных воздействий. Мы в своей работе учитывали их.

Геоботаническая карта (рис. 1) составлена в М. 1 : 12 500 путем полевого дешифрирования черно-белых аэрофотоснимков в течение полевых сезонов 1980 и 1981 гг. Как и в других таежных районах, где древесный ярус имеет сложное строение и к тому же маскирует нижележащие ярусы, предварительное дешифрирование снимков дает лишь часть (и то не очень значительную) достоверной информации о границах выделов растительного покрова, значимых при составлении геоботанической карты. В основном хорошо дешифрируются границы свежих вырубок, лугов среди леса, редин, безлесных болот, границы мелколиственных лесов среди темнохвойных и, наоборот, — участков темнохвойных среди мелколиственных и некоторые другие. Наибольшие трудности при картировании представляют смешанные леса, где древостои состоят из хвойных и лиственных пород, находящихся в разных пропорциях, и иногда имеют пятнистое сложение, поэтому при составлении карты мы посещали практически все сообщества, наносимые на карту в виде самостоятельных контуров, для описания и установления признаков, отделяющих их от соседних

сообществ, с последующим поиском и проведением на аэрофотоснимках их границ. Всего сделано около 400 геоботанических описаний и записей.

Легенда карты (в подписи к рис. 1 приведен ее фрагмент) построена с последовательным применением нескольких признаков подразделения растительности на разных уровнях. За ее основу взяты признаки условно-коренных сообществ, которые представляют собой более или менее устойчивые стадии развития современной нарушенной человеком растительности. Они располагаются в легенде с учетом эколого-фитоценологических рядов, свойственных данной территории, им подчинены разнообразные производные сообщества. Этот путь стал традиционным для отечественной крупномасштабной геоботанической картографии (Сочава, 1979).

Для растительности стационара большую роль играет даже незначительное изменение увлажнения, поэтому наиболее крупные подразделения лесов в легенде геоботанической карты являются звеньями эколого-фитоценологических рядов по степени увлажнения. Это лучше всего проявляется в составе и сложении мохового покрова таежных лесов. Мы выделяем леса: А — зеленомошные, Б — долгомошные, В — долгомошно-сфагновые, Г — сфагновые (с небольшими участками облесенных олиготрофных болот). Эти леса в какой-то мере соответствуют классам, иногда группам ассоциаций.

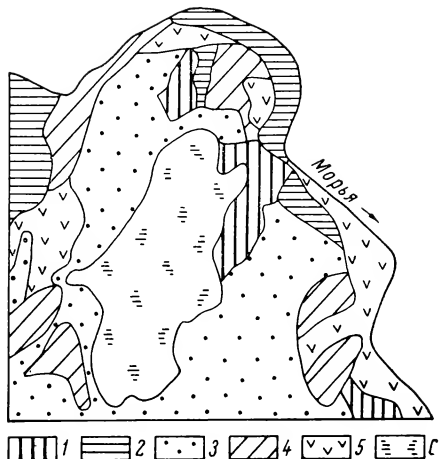
Зеленомошные леса приурочены к супесчаным и песчаным почвам и расположены массивами вдоль р. Морьи и на наиболее высоких частях Борисовой Гривы. Кроме того, они встречаются малыми островами среди более увлажненных лесов и реже — среди болот. В последнем случае они приурочены в основном к песчаным буграм, иногда вытянутым в цепи. Общая площадь их на закартированной части стационара составляет около 20%. Долгомошные леса занимают местообитания с повышенным увлажнением, здесь кое-где начинается процесс торфообразования, в некоторых сообществах мощность торфа составляет 15—25 см. Долгомошные леса покрывают в общем меньшую площадь (около 10%), самостоятельных крупных участков не образуют, а окаймляют массивы зеленомошных лесов, кое-где они занимают вершины сниженных и плоских бугров среди заболоченных лесов и болот. Заболочивающиеся леса долгомошно-сфагновой группы приурочены к обширным сниженным плоским участкам с застойным избыточным увлажнением в центре закартированной территории, они окаймляют широкой полосой все болота, занимают плоские или слегка вогнутые участки между береговыми валами на юге стационара. Мощность торфа в этих местообитаниях от 20 до 50 см. Долгомошно-сфагновые леса — наиболее распространенное подразделение растительности в пределах закартированной части стационара, они покрывают здесь 30% площади. Заболоченные сфагновые леса встречаются по двум основным типам местообитаний: на заболоченных плоских водораздельных участках среди менее заболоченных и на едва приподнимающихся плоских буграх среди болот. Мощность торфа в них 20—50 см, иногда больше. Они распространены на площади более 10%.

И, наконец, наиболее увлажненные местообитания занимают болота. Большой массив их расположен на востоке закартированной территории стационара, отдельные болота разбросаны по всей остальной территории. Мощность торфа в них от 50 до 200, чаще всего — 50—100 см. Они покрывают около 25% закартированной территории. В легенде карты растительности они подразделены на 3 части: А — мезотрофные сфагновые облесенные в основном сосной, Б — эвтрофные безлесные, В — олиготрофные сфагновые облесенные сосной. Преобладают мезотрофные болота (рис. 1, 10—12).

Некоторые из названных выше крупных подразделений легенды из-за большого разнообразия входящих в них ценозов и для лучшей организации легенды имеют дополнительные подзаголовки. Они объединяют сообщества с общими доминирующими видами или группами видов травяно-кустарничкового покрова и соответствуют в какой-то мере группам ассоциаций. Так, например, среди зеленомошных лесов выделены подзаголовками брусничные, черничные и кисличные леса, среди долгомошно-сфагновых — черничные и болотно-кустарничковые леса. В приводимом фрагменте легенды (рис. 1) они опущены.

Рис. 2. Состав древостоев.

Древостой с преобладанием: 1 — ели и сосны, 2 — березы и ели, 3 — сосны, 4 — березы и сосны, 5 — березы; 6 — болота.



Основными картируемыми единицами, обозначаемыми арабскими цифрами, являются ассоциации; они выделены с учетом особенностей сложения древостоя, доминирующих, содоминирующих и дифференцирующих видов травяно-кустарничкового и мохового ярусов. Так, например, среди зеленомошных брусничных лесов выделены сосновые зеленомошные брусничные (рис. 1, 1) и сосново-еловые зеленомошные брусничные; среди зеленомошных черничных — елово-сосновые зеленомошные бруснично-черничные (рис. 1, 2) и еловые зеленомошные с пятнами сфагнов черничные; среди долгомошно-сфагновых черничных — еловые и сосново-еловые долгомошно-сфагновые черничные (рис. 1, 7) и елово-сосновые зеленомошно-долгомошно-сфагновые черничные с болотными кустарничками (рис. 1, 8) и т. д. Эти единицы довольно дробные, что позволяет сделать карту максимально информативной и в зависимости от надобностей обобщать их под тем или иным углом зрения. Названия им даны описательные в связи с отсутствием достаточно подробной классификации сообществ с устоявшимися условными названиями ассоциаций.

Все основные подразделения легенды геоботанической карты являются условно-коренными сообществами, о чем мы писали выше, лишь некоторые — устойчивыми длительно-производными, в которых под влиянием многократного воздействия антропогенных факторов (рубок, пожаров, мелиорации) в ряде случаев произошли изменения в соотношении видов в древесном и нижних ярусах, в вертикальной структуре и частично в гидрологическом режиме местообитаний. Вследствие этого здесь создались условия, менее благоприятные для восстановления исходных еловых лесов, но тенденция к их восстановлению есть. Например, возможно, что в группе долгомошных лесов ближе к коренным стоят сосново-еловые зеленомошно-долгомошные, местами со сфагнами черничные (рис. 1, 5), а сосновые долгомошные с редкими кустарничками и травами (рис. 1, 6) здесь скорее всего длительно-производные, их существование устойчиво вследствие нарастающего заболачивания.

Более кратковременные стадии восстановления первоначального строя растительных сообществ подчинены в легенде условно-коренным и в отдельных случаях устойчивым длительно-производным лесам, к которым они сохраняют тенденцию возвратиться. Это мелколиственные леса, в основном березовые и сосново-березовые. В них везде идет процесс восстановления хвойных пород. На геоботанической карте (рис. 1) они обозначены буквенными шифрами. Эти леса сгруппированы в стадии восстановления исходных лесов и расположены внутри них в ряды по степени близости состава и строения к ним. В полной легенде к карте их насчитывается в ряду в основном по 3—4 стадии, на приводимом фрагменте — по 1—2.

Журнальный черно-белый вариант карты растительности не позволяет графически передать все основные ее черты, в частности состав древесного яруса в лесах, степень нарушенности сообществ, факторы нарушений и т. д., поэтому мы выполнили дополнительную аналитическую карту состава древостоев (рис. 2) путем соответствующей перегруппировки контуров основной геоботанической карты. При оформлении фрагмента геоботанической карты (рис. 1) мы едиными условными знаками обозначали условно-коренные и кратковременно-производные от них сообщества независимо от современного состава древостоев или стадии нарушенности сообществ. Выделенные таким образом единицы фактически близки к эпиассоциациям В. Б. Сочавы (1979). От послед-

них они отличаются тем, что не все переменные состояния сгруппированы вокруг материнского ядра ассоциации, в частности длительно-производные сообщества обозначены самостоятельно, да и некоторые условно-коренные ассоциации при углубленном рассмотрении могут быть сведены в меньшее число исходных коренных ассоциаций. В любом случае картирование ныне существующих многообразных растительных сообществ под таким углом зрения имеет большое значение, поскольку позволяет характеризовать хотя бы частично экологические возможности местоположений.

ЛИТЕРАТУРА

Елина Г. А. Принципы и методы реконструкции и картирования растительности голоцена. Л.: Наука, 1981. 156 с. — *Ладожское озеро* (развитие рельефа и условия формирования четвертичного покрова котловины). Петрозаводск: Карелия, 1978, с. 208. — *Ниценко А. А.* Изменение естественной растительности Ленинградской области под воздействием человека. Л.: Изд-во ЛГУ, 1961. 50 с. — *Сочава В. Б.* Растительный покров на тематических картах. Новосибирск; Наука, 1979. 188 с. — *Яковлев С. А.* Наносы и рельеф гор. Ленинграда и его окрестностей. — Изв. Научн.-мелиорат. ин-та, 1925, вып. 8, 9, с. 1—186.

Ботанический институт им. В. Л. Комарова АН СССР,
Ленинград.

Получено 19 X 1982.

УДК (005) : 581.55 : 582.912.4

Бот. журн., т. 69, № 9

Н. А. Рыжова

НЕКОТОРЫЕ АСПЕКТЫ КЛАССИФИКАЦИИ СИНУЗИЙ *VACCINIUM MYRTILLUS* (ERICACEAE)

N. A. RYKOVA. SOME ASPECTS OF THE CLASSIFICATION OF *VACCINIUM MYRTILLUS*
(ERICACEAE) SYNUSIA

Рассматриваются некоторые вопросы классификации синузий на примере синузий *Vaccinium myrtillus*, встречающихся в лесных фитоценозах средней тайги. Основная единица — униюн — выделяется по доминирующему виду, подчиненные единицы — соционы — по группам сопряженных видов. Дана характеристика выделенных соционов, показаны их встречаемость в различных ассоциациях и связь с древесным и моховым ярусами.

В современной геоботанике существуют два направления в понимании синузий: эколого-биологическое и морфолого-фитоценотическое (Корчагин, 1976). Согласно первому направлению, основными признаками синузий являются экологическая близость между компонентами и принадлежность их к одной или нескольким близким жизненным формам. Пространственная ограниченность при этом не является обязательным признаком. Изучение синузий лесных фитоценозов, согласно такому пониманию, проводят белорусские геоботаники (Маврищев, 1978, 1979; Гельтман, 1982). Мы придерживаемся второго направления, которое в последнее время развивается Б. Н. Нориным (1974, 1978, 1979). Синузия рассматривается как элементарная, ценотически обусловленная, одноярусная, относительно автономная, пространственно ограниченная структурная единица фитоценоза. Морфологическим критерием выделения синузий являются «сомкнутость надземных или подземных частей доминирующих в ярусе растений одного вида или экобиоморфы и относительная гомогенность видового состава» (Норин, 1979 : 111).

Правомерность составления таксономической классификации синузий обосновывается их относительной автономностью, в частности присутствием одних и тех же синузий в различных ассоциациях. На возможность классификации синузий указывали многие исследователи (Липмаа, 1946; Трасс, 1964; Блюменталь, 1965; Александрова, 1969; Корчагин, 1976; Норин, 1979). Синузия — составная часть фитоценоза. Классификация синузий и анализ таксономических

единиц способствуют выявлению закономерностей развития ассоциаций, степени их сходства и различия. Основная таксономическая единица синузий — унион (Липмаа, 1946; Трасс, 1964; Норин, 1979), выделяемый по доминирующим видам. Единицей более низкого ранга является социон. Норин (1979) выделял соционы по содоминирующему виду или по степени сомкнутости доминанта-эдификатора в монодоминантных синузиях с учетом всего флористического состава синузий. Более высокие, чем унион, таксономические единицы синузий могут быть рассмотрены только при анализе растительного покрова обширных территорий.

Цель нашего исследования — изучение и классификация синузий с доминированием *Vaccinium myrtillus* L. в еловых лесах средней тайги. Полевые работы проводили на территории Коми АССР: на возвышенных равнинах Южного Тимана (бассейн р. Печоры), на флювиогляциальных равнинах (бассейн р. Когель), на моренных равнинах (бассейн р. Мезень) и в долинах рек Мезень, Вычегда и Когель. На возвышенных равнинах Южного Тимана господствуют еловые и пихтово-еловые зеленомошные леса. В бассейне р. Когель еловые леса приурочены к долинам рек и придолинным склонам. На водоразделах в бассейне р. Мезень распространены еловые, березово-еловые зеленомошно-долгомошные, зеленомошные леса.

Основные методы исследования — картирование синузий травяно-кустарничкового и мохового ярусов и проекция крон деревьев, подсчет проективного покрытия всех видов при помощи специальной рамки. В каждой синузии описывали видовой состав и отмечали особенности их местообитания. Описано 290 синузий с доминированием *Vaccinium myrtillus*.

В лесных сообществах, где хорошо выражено явление доминирования, выделение унионов не представляет особых затруднений. Однако наряду с монодоминантными синузиями довольно часто встречаются синузии переходного типа с доминированием двух, реже — нескольких видов. Многие доминанты травяно-кустарничкового яруса среднетаежных лесов, в частности *Vaccinium myrtillus*, обладают достаточно широкой экологической амплитудой, что отражается на флористическом составе синузий. Синузии униона *Vaccinium myrtillus* отмечены практически во всех среднетаежных лесах, в различных экологических условиях. Некоторые виды (*Linnaea borealis* L., *Vaccinium vitis-idaea* L.) указаны почти во всех описаниях синузий униона *Vaccinium myrtillus* и не отражают особенности экотопа. Специфика местообитаний синузий индицируется в первую очередь видами с незначительным обилием, но с высокой встречаемостью в определенном диапазоне экологических условий. Такие виды по сходству их отношения к экологическим условиям мы объединили в группы сопряженных видов. Для изучения флористического состава униона составляли сводную таблицу описаний. Дальнейшую группировку описаний проводили табличным методом по присутствию—отсутствию видов сопряженных групп. Совокупности описаний, выделенные по сопряженным видам, объединены в соционы. Описание относили к данной группе при условии присутствия в нем не менее 50% видов сопряженной группы.

В пределах униона *Vaccinium myrtillus* выделены 3 группы сопряженных видов и соответственно 3 социона (табл. 1). В названия соционов входят виды с наиболее высокой константностью. В табл. 2 приведено по 5 описаний синузий каждого социона.¹

Социон *Vaccinium myrtillus* + *Lerchenfeldia flexuosa* выделен по трем сопряженным видам: *Lerchenfeldia flexuosa* (L.) Schur., *Melampyrum pratense* L., *Luzula pilosa* (L.) Willd. В лесных сообществах он формируется в условиях повышенной освещенности, как естественной («окна», образовавшиеся в результате ветровала, межкروновые пространства), так и возникшей под влиянием антропогенного фактора, на достаточно дренированных почвах. При значительных антропогенных нарушениях эти виды могут становиться доминантами, образуя новые синузии. Согласно А. А. Ниченко (1969), в сходных условиях указанные виды встречаются и на северо-

¹ Автор выражает искреннюю благодарность за помощь при обработке таблиц Л. В. Швергуновой, И. М. Микляевой, Г. А. Михайловой и И. Н. Горяиновой.

ТАБЛИЦА 1

Константные виды соционов униона *Vaccinium myrtillus*

Вид	Социон				
	<i>Vaccinium myrtillus</i> + <i>Oxalis acetosella</i>	<i>Vaccinium myrtillus</i> + <i>Lerchenfeldia flexuosa</i>	<i>Vaccinium myrtillus</i> + <i>Carex globularis</i>	<i>Vaccinium myrtillus</i> + <i>Carex globularis</i> + <i>Lerchenfeldia flexuosa</i>	<i>Vaccinium myrtillus</i> + <i>Oxalis acetosella</i> + <i>Lerchenfeldia flexuosa</i>
	число описаний				
	21	57	197	23	14
<i>Vaccinium myrtillus</i>	V	V	V	V	V
<i>V. vitis-idaea</i>	V	V	V	V	V
<i>Linnaea borealis</i>	V	IV	III	III	IV
Группа <i>Oxalis acetosella</i>					
<i>Oxalis acetosella</i>	V	—	+	+	III
<i>Maianthemum bifolium</i>	IV	+	—	—	IV
<i>Trientalis europaea</i>	V	II	+	III	V
<i>Gymnocarpium dryopteris</i>	IV	—	—	—	II
Группа <i>Lerchenfeldia flexuosa</i>					
<i>Lerchenfeldia flexuosa</i>	+	V	+	V	V
<i>Melampyrum pratense</i>	+	V	+	V	V
<i>Luzula pilosa</i>	+	III	—	II	IV
Группа <i>Carex globularis</i>					
<i>Carex globularis</i>	—	+	V	IV	—
<i>Equisetum sylvaticum</i>	—	+	IV	IV	—
<i>Rubus chamaemorus</i>	—	—	II	+	—
<i>Ramischia secunda</i>	—	—	II	+	—

Примечание. Знак «плюс» — постоянство вида меньше 10%, знак «минус» — отсутствие вида. Классы постоянства: I — до 20%, II — 21—40, III — 41—60, IV — 61—80, V — 81—100%. Здесь и в табл. 2 сплошной линией обведены высококонстантные виды основных соционов, штриховой — переходных.

западе европейской части СССР. Все виды группы — бореальные элементы. В районе исследований синузии данного социона тяготеют к разреженным еловым черничным и брусничным лесам с примесью сосны и березы и ко вторичным сообществам (березовые черничные леса, вырубки).

Социон *Vaccinium myrtillus* + *Oxalis acetosella* выделен по четырем сопряженным видам: *Oxalis acetosella* L., *Maianthemum bifolium* (L.) F. W. Schmidt, *Gymnocarpium dryopteris* (L.) Newn., *Trientalis europaea* L. Распространение этих видов связано с достаточно богатыми суглинистыми дренированными почвами. Они теневыносливы, относятся, по Ниценко (1969), к кисличной свите и являются бореальными элементами. Социон встречается, как правило, небольшими пятнами в еловых мелкотравно-зеленомошных ельниках. Его присутствие в других ассоциациях обычно индицирует локальные особенности почвенного покрова, а в переходных сообществах характеризует предыдущую стадию развития. Виды *Oxalis acetosella*, *Maianthemum bifolium*, *Gymnocarpium dryopteris* в мелкотравно-зеленомошных и мелкотравных ельниках на богатых суглинистых дренированных почвах становятся доминантами синузий, причем при доминировании одного из видов группы сопряженные с ним виды встречаются с высоким постоянством и обилием. Так, виды группы *Oxalis acetosella* могут образовывать синузии унионов *Oxalis acetosella*, *Maianthemum bifolium*, *Gymnocarpium dryopteris*. В унионе *Oxalis acetosella* константность всех этих видов очень высокая (IV—V классы).

ТАБЛИЦА 2
Видовой состав соционов унюона *Vaccinium myrtillus*

Вид	Социон																								
	номер описания																								
	Vaccinium myrtillus + + Oxalis acetosella		Vaccinium myrtillus + + Lerchenfeldia flexuosa		Vaccinium murtillus + + Carex globularis		Vaccinium myrtillus + Oxalis acetosella + Lerchenfeldia flexuosa									Vaccinium myrtillus + Carex globularis + Lerchenfeldia flexuosa									
	101	217	32	236	924	274	621	439	587	622	110	169	457	32	398	506	111/4	22	1088	17	449	874	1026	86	44
<i>Vaccinium myrtillus</i>	35	17	15	28	45	20	53	45	47	11	30	55	15	23	30	43	25	36	22	66	29	45	15	15	44
<i>V. vitis-idaea</i>	+	—	7	+	28	7	+	2	12	+	+	—	+	2	2	6	3	—	3	+	4	20	9	13	3
<i>Linnaea borealis</i>	6	5	—	11	+	—	—	—	15	6	+	9	—	—	+	11	8	—	—	1	4	6	+	7	4
<i>Oxalis acetosella</i>	16	2	+	—	+	—	—	—	—	—	—	—	—	—	—	+	—	+	+	+	—	—	—	—	—
<i>Maianthemum bifolium</i>	—	—	8	4	+	—	—	—	—	—	—	—	—	—	—	—	11	10	6	—	—	—	—	—	—
<i>Trientalis europaea</i>	5	4	+	—	+	—	—	+	—	—	—	6	—	—	—	6	2	—	+	2	—	—	—	—	—
<i>Gymnocarpium dryopteris</i>	12	—	—	19	+	—	—	—	—	—	—	—	—	—	—	—	—	—	5	—	—	—	—	—	—
<i>Lerchenfeldia flexuosa</i>	—	—	—	—	—	—	15	20	+	+	—	—	—	—	—	12	13	2	+	+	+	+	+	5	3
<i>Melampyrum pratense</i>	—	2	+	—	—	+	26	2	+	—	—	2	—	—	—	10	3	2	+	+	3	+	+	+	7
<i>Luzula pilosa</i>	—	—	—	—	—	+	+	3	—	—	—	—	—	—	—	+	4	2	—	2	—	—	—	—	—
<i>Carex globularis</i>	—	1	—	—	—	—	—	—	—	—	+	+	4	+	5	—	—	+	—	—	—	+	+	+	3
<i>Equisetum sylvaticum</i>	—	—	+	+	—	—	—	+	—	—	—	3	+	+	+	—	—	—	+	+	+	+	+	+	3
<i>Rubus chamaemorus</i>	—	—	—	—	—	—	—	—	—	—	+	+	+	+	4	—	—	+	—	—	+	+	+	+	3
<i>Ramisia secunda</i>	—	—	—	—	—	—	—	—	—	—	+	+	+	+	—	—	—	+	—	—	+	+	+	+	+
<i>Rubus arcticus</i>	—	—	+	+	—	—	+	—	—	+	—	—	—	—	—	—	—	+	—	—	—	—	—	—	—
<i>Melampyrum sylvaticum</i>	—	—	—	+	+	—	+	—	—	+	—	—	—	—	—	—	+	+	—	—	—	—	—	—	—
<i>Solidago virgaurea</i>	—	—	—	—	+	—	+	—	—	—	—	+	—	—	—	—	—	+	—	+	—	—	—	—	—
<i>Lycopodium complanatum</i>	—	—	—	—	—	—	—	5	—	—	—	—	—	—	—	—	—	+	—	—	—	—	—	—	—
<i>Deschampsia caespitosa</i>	—	—	—	—	—	—	—	—	—	+	+	—	—	—	—	—	—	—	—	—	—	—	—	—	—
<i>Goodyera repens</i>	—	—	—	—	—	—	—	—	—	—	+	—	—	—	—	—	—	—	—	—	—	—	—	—	—
<i>Lycopodium annotinum</i>	—	—	—	—	—	—	—	—	—	—	—	—	—	+	—	—	—	—	—	+	—	—	—	—	—
<i>Milium effusum</i>	—	—	—	—	—	—	—	—	—	—	—	—	—	—	—	—	—	+	—	—	—	—	—	—	—
<i>Geranium sylvaticum</i>	—	—	—	—	—	—	—	—	—	—	—	—	—	—	—	—	—	+	—	—	+	—	—	—	—
<i>Chamerion angustifolium</i>	—	—	—	—	—	—	—	—	—	—	—	—	—	—	—	—	—	—	—	—	+	—	—	—	—
<i>Equisetum pratense</i>	—	—	—	—	—	—	—	—	—	—	—	—	—	—	—	—	—	—	—	—	+	—	—	—	—

Синузии с доминированием *Trientalis europaea* в исследованных коренных еловых лесах встречались крайне редко.

Социон *Vaccinium myrtillus* + *Carex globularis* включает группу сопряженных видов — *Carex globularis* L., *Rubus chamaemorus* L., *Equisetum sylvaticum* L., *Ramischia secunda* (L.) Garcke. Присутствие видов этой группы означает начало заболачивания фитоценозов. Почвы здесь бедные, избыточно увлажненные, их дренаж затруднен. В классификации Ниценко (1969) *Rubus chamaemorus* относится к олиготрофной грядово-болотной свите, а *Equisetum sylvaticum* указывается как вид с широкими фитоценоотическими связями. В условиях исследованного региона хвощ лесной может входить в состав различных унийонов, однако в сочетании с видами выделенной группы он является показателем заболачивания. *Carex globularis* описана А. А. Корчагиным (1940) как вид, типичный для начальных стадий заболачивания среднетаежных лесов. *Carex globularis*, *Equisetum sylvaticum*, *Rubus chamaemorus* могут доминировать в синузиях. *Ramischia secunda* в пределах района исследований часто произрастает в условиях избыточного увлажнения, проточного или застойного. Синузии образует редко.

Социон *Vaccinium myrtillus* + *Carex globularis* приурочен к ассоциациям долгомошной и сфагновой групп и ассоциациям переходного типа: зеленомошно-долгомошным, долгомошно-сфагновым. В ассоциациях зеленомошной группы синузии данного социона встречаются реже и приурочены к нанопонижениям рельефа. В пределах социона обособилась совокупность описаний синузий, содержащая, помимо указанных, еще одну группу растений: *Chamaedaphne calyculata* (L.) Moench., *Ledum palustre* L., *Vaccinium uliginosum* L., *Empetrum hermaphroditum* (Lange) Hagerup. Синузии, включающие виды этой группы, могут быть объединены в единицу, условно названную нами субсоционом. Они отражают наивысшую степень заболоченности в пределах социона *Vaccinium myrtillus* + *Carex globularis* и характерны для заболоченных елово-сосновых и еловых сфагновых лесов и редколесий северной части подзоны средней тайги. По данным Норина (1979), в тундрах и редколесьях *Empetrum hermaphroditum* и *Carex globularis* входят в состав унияона *Vaccinium myrtillus* как высококонстантные виды.

В ряде синузий унияона *Vaccinium myrtillus* наблюдается одновременное присутствие растений двух групп сопряженных видов (табл. 1, 2). Такие группы мы относим к переходным, их существование отражает непрерывность растительного покрова.

Многие синузии с доминированием черники образованы небольшим числом видов (4—5) и не могут быть отнесены ни к одному из описанных соционов. Эти синузии мы рассматриваем как тип унияона *Vaccinium myrtillus* и выделяем как социон *Vaccinium myrtillus*-тип. Они широко распространены во всех среднетаежных лесах, но особенно часто встречаются во флористически бедных коренных еловых чернично-зеленомошных и черничных лесах. Синузии, состоящие из 1—3 видов, мы относим к фрагментам синузий. Их флористическая неполноценность — результат относительной молодости или территориальной ограниченности.

Различия в экологических условиях соционов отражаются и в видовом составе сочетающихся с ними унийонов мохового яруса (табл. 3). Соционы обнаруживают более тесную связь с видовым составом мохового покрова, чем унийон в целом. Унийон *Vaccinium myrtillus* чаще всего ассоциируется с унийонами *Pleurozium schreberi* и *Hylocomium splendens*. Виды зеленых мхов встречаются со всеми соционами унияона *Vaccinium myrtillus*, однако их константность и проективное покрытие варьируют (табл. 3). Так, *Hylocomium splendens* (Hedw.) B. S. J. имеет наибольшие значения среднего проективного покрытия (39%) и константности (91%) при сочетании с соционом *Vaccinium myrtillus* + *Oxalis acetosella*, а наименьшее (соответственно 17 и 62%) — при сочетании с соционом *Vaccinium myrtillus* + *Carex globularis*. Наибольшие значения покрытия и константности *Polytrichum commune* Hedw. (27 и 80%) и *Sphagnum* sp. (21 и 54%) наблюдаются при ассоциировании с соционом *Vaccinium myrtillus* + *Carex globularis*. При сочетании с другими соционами *Sphagnum* sp. либо отсутствует, либо встречается в незначительных количествах. Показатель богатых почв —

Вид	Социон								
	<i>Vaccinium myrtillus</i> + <i>Oxalis acetosella</i>			<i>Vaccinium myrtillus</i> + <i>Lerchenfeldia flexuosa</i>			<i>Vaccinium myrtillus</i> + <i>Carex globularis</i>		
	К	П	Д	К	П	Д	К	П	Д
<i>Pleurozium schreberi</i>	88	29	33	94	36	50	88	35	30
<i>Hylocomium splendens</i>	91	39	42	75	20	20	62	17	13
<i>Polytrichum commune</i>	40	13	9	68	11	7	80	27	34
<i>Ptilium crista-castrensis</i>	15	4	3	55	18	3	28	3	1
<i>Sphagnum</i> sp.	—	—	—	10	4	—	54	21	26
<i>Dicranum</i> sp.	30	4	—	35	4	—	20	2	—
<i>Rhytidiadelphus triquetrus</i>	12	5	—	—	—	—	—	—	—
<i>Cladina arbuscula</i>	—	—	—	+	+	+	—	—	—
<i>Rhodobryum roseum</i>	+	+	—	—	—	—	—	—	—
Мертвопокровные участки	70	15	—	52	15	—	31	5	—

Примечание. К — константность вида; П — среднее проективное покрытие; Д — число описаний синузий, в которых вид играет роль доминанта или содоминанта; все показатели даны в процентах. Знаком «плюс» показано присутствие вида (константность меньше 20, покрытие меньше 5%), знаком «минус» — отсутствие вида.

Rhytidiadelphus triquetrus (Hedw.) Warnst — встречается только под синузиями социона *Vaccinium myrtillus*+*Oxalis acetosella*, в целом он не характерен для униона *Vaccinium myrtillus*. Социон *Vaccinium myrtillus*+*Lerchenfeldia flexuosa* чаще всего встречается в сочетании с унионом *Pleurozium schreberi*. Таким образом, в распределении соционов травяно-кустарничкового яруса и мхов существуют определенные закономерности.

Унион *Vaccinium myrtillus* распространен в лесах всех исследуемых участков. Однако в различных ландшафтах в сложении травяно-кустарничкового яруса лесов могут участвовать разные соционы. Так, оптимальные условия для развития социона *Vaccinium myrtillus*+*Oxalis acetosella* — мелкотравные и мелкотравно-зеленомошные еловые, пихтово-еловые леса равнин Южного Тимана и долины крупных рек. Синузии социона *Vaccinium myrtillus*+*Carex globularis* наиболее широко распространены в елово-сосновых заболочивающихся лесах флювиогляциальной равнины в бассейне р. Когель и редко встречаются в лесах Южного Тимана. Синузии социона *Vaccinium myrtillus*+*Lerchenfeldia flexuosa* встречаются в различных типах среднетаежных лесов повсеместно (кроме избыточно увлажненных) вследствие антропогенных нарушений древесного яруса. Синузии этого социона естественного происхождения более характерны для лесов северной части средней тайги, что связано с постепенным изреживанием древостоя по направлению к северу.

Проведенные исследования позволили сделать следующие выводы. Все среднетаежные лесные синузии с доминированием *Vaccinium myrtillus* могут быть объединены в унион *Vaccinium myrtillus*. Данный унион в еловых лесах района исследований представлен 4 основными и 2 переходными соционами. Основным критерием выделения соционов являлся флористический состав (группы сопряженных видов). Сопряженные виды в оптимальных для них условиях сами становятся доминантами, образуя новые синузии. При доминировании в синузиях одного из видов группы сопряженные с ним виды встречаются с высокими постоянством и обилием. Следовательно, группы сопряженных видов в унионе *Vaccinium myrtillus* можно рассматривать как зачатки новых синузий других унионов. Эти унионы могут сменить унион *Vaccinium myrtillus* при изменении экологических условий в благоприятную для них сторону.

Соционы отражают конкретные экологические условия, в которых могут встречаться синузии данного униона. Социон приурочен к определенной группе ассоциаций, т. е. имеет ценотический ареал.

Наблюдается связь в распределении соционов и синузий мохового яруса, обусловленная особенностями экотопа.

Александрова В. Д. Классификация растительности. Л.: Наука, 1969. 275 с. — *Блюменталь И. Х.* О классификации растительности. — Проблемы современной ботаники, 1965, т. 1, с. 213—215. — *Гельтман В. С.* Географический и типологический анализ лесной растительности Белоруссии. Минск: Наука и техника, 1982. 326 с. — *Корчагин А. А.* Растительность северной половины Печоро-Илычского заповедника. — Тр. Печоро-Илыч. гос. зап., 1940, № 2, 415 с. — *Корчагин А. А.* Строение растительных сообществ. — Полевая геоботаника, 1976, т. 5. 320 с. — *Липмаа Т. М.* О синузиях. — Сов. бот., 1946, № 3, с. 139—145. — *Маерищев В. В.* Синузимальное сложение фитоценозов березняков кисличных. — Ботаника, 1978, т. 20, с. 80—88. — *Маерищев В. В.* Синузимальный анализ структуры нижних ярусов фитоценозов ельников кисличных Белорусской ССР. — Ботаника, 1979, т. 21, с. 51—62. — *Ниценко А. А.* Об изучении экологической структуры растительного покрова. — Бот. журн., 1969, т. 54, № 7, с. 1002—1014. — *Норин Б. Н.* Некоторые проблемы изучения взаимоотношений лесных и тундровых экосистем. — Бот. журн., 1974, т. 59, № 9, с. 1254—1268. — *Норин Б. Н.* Использование синузимального строения растительного покрова для флористического анализа геоботанических выделов. — Бот. журн., 1978, т. 63, № 4, с. 544—547. — *Норин Б. Н.* Структура растительных сообществ восточно-европейской лесотундры. Л.: Наука, 1979. 200 с. — *Трасс Х. Х.* Вопросы теоретического обоснования метода синузий в фитоценологии. — В кн.: Изучение растительности острова Сааремаа. Тарту, АН ЭССР, 1964, с. 82—111.

Институт биологии КФ АН СССР,
Сыктывкар.

Получено 2 I 1984.

УДК 582.26

Бот. журн., т. 69, № 9

С. Г. Рзаева

ОБ АЛЬГОФЛОРЕ ОЗЕРА ГЕЙГЕЛЬ (АЗЕРБАЙДЖАНСКАЯ ССР)

S. G. R Z A E V A. ON THE ALGOFLORA OF THE GEYGEL LAKE (AZERBAIJAN)

Впервые для Азербайджанской ССР исследовано высокогорное озеро Гейгель, в котором обнаружено 325 видов водорослей, относящихся к 9 отделам, 10 классам, 13 порядкам, 14 семействам и 89 родам; 25 видов водорослей имеют ограниченное распространение в водоемах СССР.

Озеро Гейгель — один из живописных горных водоемов Азербайджанской ССР. Это плотинное озеро, обязанное своим происхождением землетрясению 1139 г. и обвалу горы Кяпаз, загородившему долину реки Агсу. Озеро расположено на высоте около 1600 м над ур. м. Как известно, озерам Кавказа посвящено лишь небольшое число работ.

Первые данные о водорослях Азербайджана приводит А. Н. Петунников (1919), составивший сводку кавказских харовых водорослей по гербарным материалам, собранным Н. Н. Ворониным, А. А. Гроссгеймом и А. Б. Шелковниковым в разные годы. Автор указывает для водоемов Азербайджана 7 видов и разновидностей харовых водорослей, причем 2 из них отмечаются для высокогорного озера Гейгель.

Следующей работой, посвященной водорослям оз. Гейгель, является гидро-биологический очерк С. Я. Вейсига (1931). Он отмечает крайнюю бедность фитопланктона этого альпийского озера, в котором было обнаружено всего 13 видов, относящихся к 4 отделам. В качестве причин, препятствующих развитию водорослей в озере, автор указывает наличие сероводорода на дне и резкое падение рН по вертикали, начиная с поверхностных слоев воды.

Этими двумя работами, содержащими ограниченные по объему и отрывочные (ввиду недостаточности и случайности сборов и неполноты обработки материалов) данные, исчерпывались сведения о водорослях оз. Гейгель.

За период наших исследований 1974—1976 гг. в оз. Гейгель собрано и обработано 150 качественных посезонных проб, живые пробы обрабатывали на месте сбора до фиксации. Материал собирали на разного рода субстратах и в разных участках озера, фиксировали и обрабатывали по общепринятой

методике (в «Диатомовый анализ», 1949—1950). Водоросли исследовали с помощью световых микроскопов МБИ-3 и Amplival (Zeiss-Jena).

За указанный период в озере обнаружено 325 видов, разновидностей и форм водорослей, относящихся к 9 отделам в следующем соотношении: *Bacillariophyta* — 142 вида, *Cyanophyta* — 56, *Chlorophyta* — 87, *Euglenophyta* — 16, *Pyrrophyta* — 13, *Charophyta* — 6, *Chrysophyta* — 3, *Xanthophyta* — 1, *Rodophyta* — 1 вид.

Систематические списки диатомовых, синезеленых и зеленых водорослей озера приведены в работах автора (Рзаева, 1982, 1983), подготовлены сведения о составе остальных отделов водорослей.

Следует отметить, что ведущее место по видовому разнообразию принадлежит диатомовым водорослям, которые в озере не только наиболее многочисленны, но и круглогодично доминируют. В эту группу входят многие бентосные виды, присутствие которых в планктоне можно объяснить тем, что диатомовые образования здесь хорошо развиты. Они обильно поселяются на высших водных растениях и на харовых водорослях, образующих мощные заросли (2—3-метровые подводные «ковры» по берегу озера). Заросли макрофитов представлены в озере несколькими фитоценозами. Их сочетание создает своеобразие высшей водной растительности озера. Самой распространенной группой являются ассоциации харовых водорослей с примесью рдестов.

Все диатомовые водоросли озера относятся к двум классам — *Centrophyceae* и *Pennatophyceae*. Обнаруженные в планктоне представители первого класса относятся к родам *Cyclotella* Kütz. и *Melosira* Ag. Подавляющее же количество диатомей планктона озера принадлежит к двум порядкам класса *Pennatophyceae*, характерным для бентоса. Из порядка *Araphales*, представители которого обычно широко распространены в подводном планктоне, в оз. Гейгёль довольно постоянны во все сезоны года роды *Fragilaria* Lyngb. и *Diatoma* DC. Это *Diatoma elongatum* (Lyngb.) Ag. var. *elongatum*, *D. vulgare* Bory var. *vulgare*, *Fragilaria pulchella* (Ralfs) Lange-Bertalot var. *pulchella*. Порядок *Raphales* представлен в основном бентосными диатомеями с преобладанием представителей подпорядка *Diraphineae*. Из них *Navicula* Bory, *Amphora* Ehr., *Cymbella* Ag., *Gomphonema* Ag., *Pleurosigma* W. Sm., *Pinnularia* Ehr. характерны для бентоса, где встречаются обильно и будучи оторваны потоками воды с места своего постоянного обитания попадают в планктон. Поэтому там, где течение и волнение выражены сильно, примесь к планктону донных и эпифитных представителей этого подпорядка бывает весьма значительной. Подпорядок *Aulonographineae*, представители которого также в подавляющем большинстве обитают в бентосе, имеет значительное число видов в планктоне озера. Из них наиболее обилен род *Nitzschia* Hass. с 16 видами, среди которых важная роль принадлежит видам *N. dubia* W. Sm., *N. acuta* Hantzsch, *N. microcephala* Grun., *N. capitata* Hust., *N. vitrea* Norm., *N. amphycephala* Grun.

Отдел зеленых водорослей *Chlorophyta*, представленный 87 видами и разновидностями, занимает второе место во флоре озера. Из пяти классов отдела класс *Protococcophyceae* включает два семейства, которые имеют важное значение в водорослевой флоре. Так, из порядка *Chlorococcales* род *Pediastrum* Meyen (сем. *Hydrodictyaceae*) представлен 5 видами, из которых особенно многочисленны *P. duplex* Meyen var. *duplex*, *P. simplex* Meyen var. *simplex*, *P. tetras* (Ehr.) Ralfs. var. *tetras*, *P. boryanum* (Turp.) Menegh. var. *boryanum*. Сем. *Oocystaceae* этого же порядка — одно из наиболее распространенных в планктоне. Род *Oocystis* Naeg. с 7 видами присутствует в планктоне озера постоянно. Среди них наиболее массовыми являются *O. gigas* Archer., *O. elliptica* West и *O. borgei* Snow. Сем. *Ankistrodesmasceae* представлено родом *Ankistrodesmus* Corda с 11 видами. Из них наиболее широко распространены *A. mucosus* Korschik., *A. arcuatus* Korschik., *A. densus* Korschik. Другой род этого же семейства — *Coelastrum* Naeg. — представлен во флоре озера одним видом — *C. microporum* Nag., единичные экземпляры которого встречаются в летнее время. Род *Senedesmus* Meyen из одноименного семейства в озере имеет 11 представителей. Из них летом вегетируют *S. bijugatus* (Turp.) Lagerh. var. *bijugatus*, *S. quadricauda* (Turp.) Bréb. var. *quadricauda*, *S. denticulatus* Lagerh., *S. granulatus* W. et W. var. *granulatus*. Роды *Ulothrix* Kütz., *Stigeoclonium* Kütz., *Oedogonium*

Link, *Bulbochaete* Ag. и *Cladophora* Kütz. класса *Ulotrichophyceae* представлены каждый 1—2 видами. Наконец, из класса *Conjugatophyceae* особое место во флоре занимает род *Cosmarium* Corda с 17 видами, по частоте встречаемости занимающий ведущее место. Ярko выражены *C. tumidum* Lung., *C. granatum* Bréb., *C. quadratum* Ralfs и *C. meneghinii* Bréb. Род *Euastrum* Ehrenb. представлен 4 видами, из которых чаще всего отмечаются *E. oblongum* (Grev.) Ralfs и *E. elegans* (Bréb.) Kütz.

Синезеленые водоросли *Cyanophyta* по численности стоят на 3 месте: 56 видов, разновидностей и форм. Во флоре озера они представлены в основном порядком *Chroococcales*, включающим 5 семейств. Среди них важную роль играет сем. *Coccobacteriaceae*, оно морфологически самое разнообразное и по численности преобладающее. В озере доминируют род *Merismopedia* (Meyen) Elenk., который представлен 4 видами: *M. tenuissima* Lemm., *M. punctata* Meyen, *M. marssonii* Lemm., *M. elegans* A. Br., и род *Microcystis* (Kütz.) Elenk., включающий 5 видов и форм. Из них обильно развиваются *M. aeruginosa* Kütz., *M. pulverea* (Wood) Forti, *M. planctonica* (G. M. Smith) Elenk., *M. muscicola* (Menegh.) Elenk. Одним из ведущих является также род *Gloeocapsa* (Kütz.) Hollerb. с 9 видами, среди них во все сезоны года часто встречаются *G. turgida* (Kütz.) Hollerb., *G. rupestris* Kütz., *G. tenax* (Kiech.) Hollerb., *G. minima* (Keissl.) Hollerb. Многочисленным является также род *Oscillatoria* Vauch., представленный 13 видами (*O. chlorina* (Kütz.) Gonz., *O. lacustris* (Kleb.) Geitl., *O. planctonica* Wolosz., *O. tenuis* Ag., *O. trebriformis* (Ag.) Elenk. и др.). Роды *Spirulina* Turp., *Lyngbya* Ag., *Phormidium* Kütz. насчитывают по 2—3 вида, характеризующиеся редкой встречаемостью. Кроме того, роды *Schizothrix* (Kütz.) Gom., *Plectonema* Thur. и *Leptochaete* Borzi также представлены 1—2 видами и приурочены к одному или двум сезонам.

Эвгленовые водоросли в оз. Гейгёль представлены одним порядком *Euglenales*, из которого выявлено 4 рода, включающих 16 видов. Среди этих родов на первом месте стоит род *Euglena* Ehr. с 8 видами, причем такие виды, как *E. viridis* Ehr., *E. gracilis* Klebs, *E. intermedia* (Klebs) Schmitz, обнаруживают массовое развитие. Остальные роды (*Trachelomonas* Ehr. с 4, *Lepocinclis* Perty с 2, *Pacus* Dujardin с 2 видами) встречаются редко.

Пирофитовые водоросли представлены подотделом динофитовых. Как известно, это наиболее крупный и очень полиморфный подотдел. Он объединяет представителей 5 типов морфологической структуры. Из них 3 типа зафиксированы в озере — это род *Peridinium* Ehr. с 5 видами, достигающими массового развития (*P. cinctum* (O. F. M.) Ehr., *P. bipes* Stein, *P. latum* Psuls., *P. lomnickii* Wolz и *P. pusillum* (Penard) Lemm.); род *Glenodinium* (Ehr.) Stein имеет всего двух представителей — *G. lemmermannii* Zach. и *G. pulvisculus* (Ehr.) Stein, которые довольно часто встречаются в планктоне озера. Особо следует отметить вид *Ceratium hirundinella* (O. F. M.) Bergh с 5 разновидностями, которые постоянно присутствуют почти во все сезоны года.

Из харовых водорослей в озере обнаружены представители одного рода *Chara* Vaill.; развиваясь у побережья в большом количестве, они образуют 2—3-метровые сплошные подводные ковры, состоящие из видов *C. contraria* A. Br., *C. foetida* A. Br. и др. Интересно отметить, что харовые водоросли в глубоких слоях и по всей акватории озера почти нигде более не встречаются.

Из 5 классов отдела золотистых водорослей в озере зафиксирован представитель только одного класса *Chrysomonadophyceae* с одним родом *Dinobryon* Ehr. Виды этого рода встречаются весной и летом.

Отдел желтозеленых водорослей во флоре озера представлен классом *Xanthotrichophyceae* с одним пресноводным родом *Tribonema* Derb. et Sol. и единственным видом *T. vulgare* Pasch., который активно развивается в летний сезон.

Отдел красных водорослей в пресных водах, как известно, имеет незначительное число видов. В оз. Гейгёль красные водоросли представлены единственным видом *Batrachospermum moniliforme* Roth, обнаруженным в прибрежной зоне среди харовых водорослей.

Таким образом, рассмотрев систематический состав водорослей оз. Гейгёль, прежде всего укажем, что характерной его особенностью является наличие

большого числа представителей бентоса в основном из отдела диатомовых водорослей. Доминирование в планктоне озера тех или иных бентосных родов связано со степенью их развития в бентосе: роды, представители которых в большом количестве развиваются в обрастаниях, более часты и в планктоне.

Помимо видового состава, мы изучали также сезонную динамику водорослей, которая оказалась довольно своеобразной. Озеро покрыто льдом до конца марта, и его видовой состав в это время довольно беден. В конце марта обнаружены зеленые водоросли *Oocystis gigas*, *Pediastrum integrum* Naeg., *Ankistrodesmus pseudomirabilis* Korschik., *Scenedesmus obliquus* (Turp.) Kütz. и др.; диатомовые *Cymatopleura solea* (Bréb) W. Sm., *Cyclotella kuetzingiana* Thwait., *Diatoma vulgare* var. *vulgare*, *Fragilaria ulna* (Nitzsch) Lange-Bertalot var. *ulna*, *Navicula cryptocephala* Kütz.; синезеленые *Merismopedia marssonii*, *Microcystis pulvereae*, *Gloeocapsa turgida*, *Coelosphaerium dubium* Grun. Изредка в пробах встречаются эвгленовые *Euglena intermedia* и пиррофитовые *Ceratium hirundinella*. У береговой зоны зафиксированы бурая водоросль в виде бесцветных пленок и кустики желтозеленой водоросли.

Итак, весенний сезон для оз. Гейгёль характеризуется зелено-диатомовыми водорослями с примесью синезеленых. Водорослевой состав ранней весны постепенно обогащается, и позднее в нем уже присутствуют представители всех типов водорослей, отмеченных в озере. Видовой состав весеннего комплекса по всей акватории озера почти одинаков. Говоря об однообразии весеннего планктона, нужно отметить, что это относится только к постоянству типичного для весенней стадии комплекса форм, сроки же развития этого комплекса в отдельных участках озера сильно варьируют.

В первой половине июня происходит постепенный переход от биологической весны к биологическому лету. Состав водорослей обогащается за счет ряда отделов. Участие зеленых, синезеленых, золотистых, пиррофитовых, диатомовых и эвгленовых водорослей по сравнению с весной очень возрастает. Таким образом, для биологического лета характерно массовое развитие почти всех отделов водорослей. Доминантом всего летнего сезона бывают виды из родов *Cyclotella* и *Diatoma*, а зеленые и синезеленые водоросли, хотя и многочисленные, ограничиваются ролью субдоминантов. Качественный состав в разгаре лета (июль—август) наиболее разнообразен, число субдоминантов и постоянных форм возрастает, зеленые водоросли достигают максимального для их годичного цикла развития. В летнем планктоне при общем преобладании диатомовых водорослей важную роль играют зеленые и синезеленые, достигающие своего годового максимума на большей части акватории озера. В летний период мы наблюдали два типа вертикального распределения водорослей. В течение раннего лета массовое развитие водорослей летнего комплекса приурочено к верхнему (0—5-метровому) слою озера. К концу лета, как правило, все виды водорослей спускаются на глубину до 10—15 м. Конец биологического лета почти всюду в озере наступает в начале октября при охлаждении воды и уменьшении длины дня. В это время летний комплекс водорослей постепенно сменяется осенним. Но видовой состав водорослей осенью все еще характеризуется значительным разнообразием. Это связано с тем, что ряд летних форм еще сохраняется в озере наряду с появлением осенних видов. В период ранней биологической осени и позднее самыми массовыми формами диатомовых водорослей являются *Cyclotella kuetzingiana*, *Fragilaria crotnensis* Kitt., *F. pulchella* var. *pulchella*, *Cocconeis pediculus* Ehr., *Achnanthes microcephala* Kütz., *Navicula subtilissima* Cl., *Cymbella prostrata* (Berkeley) Cl. Из синезеленых хорошо развиваются *Microcystis aeruginosa* и *Merismopedia marssonii*. Остальные виды встречаются единичными экземплярами. В осенний период прослеживается обеднение видового состава. Осенний комплекс водорослей сосредоточивается в верхних 5—10-метровых горизонтах воды.

И, наконец, присущий осенним месяцам комплекс водорослей развивается лишь в некоторых мелководных участках озера. Здесь отмечается определенный осенний пик в развитии *Asterionella formosa* Hass., *Cyclotella meneghiniana* и др. В сущности подлинно осенними доминантами можно считать роды *Asterionella*, *Pragilaria*, *Cyclotella*.

Таким образом, до конца октября—первой декады ноября планктон в оз. Гейгёль чаще всего довольно обилен и разнообразен. Переход его к зимнему комплексу начинается в конце ноября.

В зимний период качественный состав водорослей предельно беден. Постоянно в нем встречается несколько наиболее распространенных диатомовых водорослей *Cyclotella kuetzingiana*, *Diatoma vulgare* и др. Единично попадаются виды из отделов пиррофитовых, такие как *Ceratium hirundinella*, зеленых *Pediastrum duplex*, *Scenedesmus bijugatus* и др. Всего в зимний сезон отмечено около 55 видов и разновидностей. В это время в озере устанавливается плотный ледяной покров, который сохраняется более трех месяцев.

В целом можно заключить, что оз. Гейгёль характеризуется довольно интересным и разнообразным составом водорослей. Анализ экологического характера выявленных водорослей показал, что преобладающими в отношении солености воды являются олигогалобные индифферентные виды.

ЛИТЕРАТУРА

Вейсиг С. Я. Озеро Гейгёль. Изд-во АзГНИИ, 1931. 46 с. — *Диатомовый анализ*. М.: Л.: Госгеолиздат, 1949—1950, кн. 2—3. 398 с. — Еленкин А. А. Синезеленые водоросли СССР. Монография пресноводных и наземных *Суапорхусеае*, обнаруженных в пределах СССР. Специальная систематическая часть, вып. 1. М.; Л.: Изд-во АН СССР, 1938. 972 с. — Коршиков О. А. Визначник прісноводних водоростей Української РСР. Київ, 1953. 420 с. — Петунников А. Кавказские *Characeae*. — Вестн. Тифл. бот. сада, 1919, т. 13—14, вып. 1—2, с. 8—15. — *Определитель пресноводных водорослей СССР*. Л.: Сов. наука, 1951, т. 1. 198 с.; 1953, т. 2. 652 с.; 1954, т. 3. 186 с.; 1951, т. 4. 592 с.; 1982, т. 11. 620 с.; 1980, т. 13. 248 с.; 1983, т. 14. 189 с. — Рзаева С. Г. Диатомовые водоросли озера Гейгёль. 34 с. — Деп. в ВИНТИ 14 дек. 1982 г. № 6150 Деп. — Рзаева С. Г. Зеленые и синезеленые водоросли озера Гейгёль. 29 с. — Деп. в ВИНТИ 18 авг. 1983 г., № 4572-83 Деп.

Институт ботаники им. В. Л. Комарова АН АзССР,
Баку.

Получено 29 VI 1982.

УДК 582.26 (517.3)

Бот. журн., т. 69, № 9

Н. И. Дорофеев

ХАРАКТЕРИСТИКА ДИАТОМОВЫХ ВОДОРΟΣЛЕЙ ДОННЫХ ОТЛОЖЕНИЙ ОЗЕРА ТЭРХИЙН-ЦАГАН-НУР (МНР)

N. I. DOROFEEV. CHARACTERISTIC OF DIATOMS FROM THE SEDIMENTS OF THE
TARCHIYN-TZUGUN-NUR LAKE (MPR)

Приводится список диатомовых водорослей из донных отложений горного олиготрофного озера в МНР, включающий 231 вид, разновидность и форму. Обсуждаются вопросы их экологии, географии и взаимосвязь состава диатомей с природными особенностями пресноводных озер континентальной области умеренной зоны Евразии.

Одно из живописных пресноводных озер Монголии Тэрхийн-Цаган-Нур расположено в межгорной котловине Центрального Хангая на высоте 2060 м над ур. м. в поясе горной лесостепи и относится к бассейну Северного Ледовитого океана (мировой водораздел проходит несколько южнее, по осевому хребту Хангая). Происхождение озера связывают с запруживанием реки Сумеин-Гол базальтовыми потоками вулкана Хорог в голоцене (Кожевников и др., 1970). Озеро вытянуто в широтном направлении, длина его 16, средняя ширина — 4 км, площадь 61 км². Максимальная глубина в центральной части озера достигает 20, средняя глубина — 6 м. Мелководья (2—6 м), наиболее распространенные в восточной и западной частях озера, покрыты зарослями макрофитов, представленных в основном рдестами и водяной гречихой. Дно от берегов до глубины 2 м покрыто песком, нередко галькой, глубже 2 м пески и участки базальтовой лавы заилены.

Озеро питается водами более 10 рек, из которых наиболее крупной является р. Хойт-Тэрхийн-Гол, впадающая в озеро с западной стороны; в юго-восточной части озера находится исток р. Сумеин-Гол. Озеро олиготрофного типа. Прозрачность воды летом 3.8, зимой увеличивается до 6 м. По химическому составу вода относится к гидрокарбонатно-хлоридному классу, группе кальция—магния—натрия, общая минерализация 142.8 мг/л. Активная реакция воды рН 6.6 («Рыбы МНР», 1983).

Сведения о водорослях оз. Тэрхийн-Цаган-Нур немногочисленны и касаются в основном качественного состава и количественного развития фитопланктона. К настоящему времени в фитопланктоне озера обнаружено 33 вида водорослей, из которых *Cyanophyta* — 12, *Bacillariophyta* — 14, *Chlorophyta* — 6, *Pyrrophyta* — 1. В летнем фитопланктоне доминируют синезеленые водоросли *Microcystis aeruginosa* Kütz. emend. Elenk., *Anabaena circinalis* (Kütz.) Hansg., в остальное время года преобладают диатомовые водоросли *Melosira granulata*, *Cyclotella comta*, *Asterionella formosa* и др. (Цогт, 1970; Дулмаа и др., 1979; «Рыбы МНР», 1983).

Материалом для настоящей статьи послужили образцы, взятые при бурении донных отложений озера палеоботаническим отрядом Совместной Советско-Монгольской комплексной биологической экспедиции АН СССР и АН МНР летом 1971, 1973 и 1978 гг. Всего изучено 119 образцов из пяти колонок донных осадков западной, северной и восточной частей озера. В целом отложения во всех пяти колонках в значительной степени однородны и представлены сапропелями темно-серого, зеленого и зеленовато-коричневого цветов. Колонки отложений, взятые в мелководной части озера, содержат неразложившиеся остатки тканей высших растений. В основании колонок восточной части озера залегает базальтовая лава вулкана Хорог, в остальных колонках сапропели подстилаются крупнозернистым песком и мелким щебнем. Начало формирования толщи сапропеля в оз. Тэрхийн-Цаган-Нур датируется средним голоценом (ТА¹ — 1248, 6890 ± 100 лет).

Биологический анализ сапропелей, проводившийся по методике Н. В. Кордэ (1953, 1956), позволил выявить однородность изученных биостратиграфических колонок. На протяжении исторического развития озера в составе водорослей господствовали диатомеи, видовой состав которых изменялся незначительно (Вишпер и др., 1976). В пробах из пяти колонок определены 231 вид, разнообразность и форма диатомовых водорослей, относящиеся к 36 родам и 10 семействам: *Melosira varians* Ag. var. *variens* — п,² *Aulacosira ambigua* (Grun.) Simonsen — п, *A. granulata* (Ralfs) Simonsen var. *granulata* — п, *A. granulata* var. *angustissima* (O. Müll.) Simonsen — п, *A. italica* (Kütz.) Simonsen var. *italica* — п, *A. italica* var. *tenuissima* (Grun.) Simonsen — п, *A. italica* subsp. *subarctica* (O. Müll.) Simonsen — п, *Paralia arenaria* (Moore) Moiss. var. *arenaria* — п, *P. scabrosa* (Østr.) Moiss. — д, *Cyclotella bodanica* Eulens. — п, *C. comta* (Ehr.) Kütz. var. *comta* — п, *C. kuetzingiana* Thwait. var. *kuetzingiana* — п, *C. kuetzingiana* var. *radiosa* Fricke — п, *C. ocellata* Pant. — п, *Stephanodiscus astraea* (Ehr.) Grun. var. *astraea* — п, *S. astraea* var. *intermedius* Fricke — п, *S. astraea* var. *minutulus* (Kütz.) Grun. — п, *S. hantzschii* Grun. — п, *Tetracyclus lacustris* Ralfs var. *lacustris* — о, *T. lacustris* var. *elegans* (Ehr.) Hust. — о, *T. lacustris* var. *strumosus* (Ehr.) Hust. — о, *Tabellaria fenestrata* (Lyngb.) Kütz. var. *fenestrata* — п, *T. flocculosa* (Roth) Kütz. — о, *Meridion circulare* Ag. var. *circulare* — о, *Opephora martyi* Herib. var. *martyi* — о, *O. martyi* var. *amphioxys* Poretzky — ?, *Fragilaria bicapitata* A. Mayer — о, *F. bidens* Heib. — п, *F. brevistriata* Grun. var. *brevistriata* — о, *F. capucina* Desm. var. *capucina* — п, *F. capucina* var. *mesolepta* Rabenh. — п, *F. construens* (Ehr.) Grun. var. *construens* — о, *F. construens* var. *binodis* (Ehr.) Grun. — о, *F. construens* var. *subsalina* Hust. — о, *F. construens* var. *venter* (Ehr.) Grun. — о, *F. crotonensis* Kitt. —

¹ ТА — индекс лаборатории радиоуглеродного датирования Института зоологии и ботаники АН Эстонской ССР, г. Тарту.

² Условные обозначения местообитания; п — планктон, д — дно, о — обрастания.

п, F. inflata (Heid.) Hust. var. *inflata* — о, *F. intermedia* Grun. var. *intermedia* — о, *F. intermedia* var. *capitellata* A. Cl. — ?, *F. leptostauron* (Ehr.) Hust. var. *leptostauron* — о, *F. leptostauron* var. *dubia* Grun. — о, *F. pinnata* Ehr. var. *pinnata* — о, *F. virescens* Ralfs var. *virescens* — о, *F. virescens* var. *oblongella* Grun. — о, *Synedra acus* Kütz. var. *acus* — п, *S. acus* var. *radians* (Kütz.) Hust. — п, *S. capitata* Ehr. — о, *S. cyclosum* Brutschy — о, *S. parasitica* (W. Sm.) Hust. var. *parasitica* — о, *S. parasitica* var. *subconstricta* Grun. — о, *S. rumpens* Kütz. var. *rumpens* — о, *S. ulna* (Nitzsch) Ehr. var. *ulna* — о, *S. ulna* var. *aequalis* (Kütz.) Hust. — о, *S. ulna* var. *biceps* (Kütz.) Schönf. — о, *S. ulna* var. *danica* (Kütz.) Grun. — п, *S. ulna* var. *spatulifera* Grun. — о, *Asterionella formosa* Hass. — п, *Eunotia clevei* Grun. var. *clevei* — о, *E. lunaris* (Ehr.) Grun. var. *lunaris* — о, *E. revoluta* A. Cl. — о, *E. veneris* (Kütz.) O. Müll. — о, *Cocconeis disculus* (Schum.) Cl. var. *disculus* — о, *C. disculus* var. *diminuta* (Pant.) Scheshukova — о, *C. pediculus* Ehr. var. *pediculus* — о, *C. placentula* Ehr. var. *placentula* — о, *C. placentula* var. *euglipta* (Ehr.) Cl. — о, *C. placentula* var. *intermedia* (Herib. et Perag.) Cl. — о, *C. placentula* var. *lineata* (Ehr.) Cl. — о, *Eucocconeis lapponica* Hust. — о, *Achnanthes affinis* Grun. — о, *A. borealis* A. Cl. — о, *A. calcar* Cl. — о, *A. clevei* Grun. var. *clevei* — д, *A. clevei* var. *rostrata* Hust. — д, *A. conspicua* A. Mayer var. *conspicua* — о, *A. exigua* Grun. var. *exigua* — о, *A. exigua* var. *heterovalvata* Krasske — о, *A. kryophila* P. Boye — ?, *A. lanceolata* (Bréb.) Grun. var. *lanceolata* — о, *A. lanceolata* f. *ventricosa* Hust. — о, *A. lanceolata* var. *elliptica* Cl. — о, *A. lanceolata* var. *rostrata* (Østr.) Hust. — о, *A. laterostrata* Hust. — о, *A. linearis* (W. Sm.) Grun. var. *linearis* — о, *A. linearis* var. *pusilla* Grun. — о, *A. minutissima* Kütz. var. *minutissima* — о, *A. oestrupii* Hust. var. *oestrupii* — о, *A. peragalloi* Brun. et Herib. — о, *Rhoicosphenia curvata* (Kütz.) Grun. var. *curvata* — о, *Diploneis oculata* (Bréb.) Cl. — д, *D. ovalis* (Hilse) Cl. var. *ovalis* — д, *Anomooneis sphaerophora* (Kütz.) Pfitz. var. *sphaerophora* — д, *Stauroneis anceps* Ehr. var. *anceps* — д, *S. anceps* f. *gracilis* (Ehr.) Cl. — д, *S. anceps* var. *hyalina* Brun. et Perag. — д, *S. inflata* Heid. — ?, *S. phoenicenteron* Ehr. var. *phoenicenteron* — д, *S. smithii* Grun. var. *smithii* — д, *S. smithii* var. *karelica* Wisl. et Kolbe — д, *Navicula bacillum* Ehr. var. *bacillum* — д, *N. cincta* var. *heufleri* Grun. — д, *N. cocconeiformis* Greg. — д, *N. costulata* Grun. var. *costulata* — д, *N. crucicula* (W. Sm.) Donk. var. *crucicula* — д, *N. cryptocephala* Kütz. var. *cryptocephala* — д, *N. cuspidata* Kütz. var. *cuspidata* — д, *N. dicephala* (Ehr.) W. Sm. var. *dicephala* — д, *N. gastrum* Ehr. var. *gastrum* — д, *N. graciloides* A. Mayer — д, *N. hungarica* Grun. var. *hungarica* — д, *N. hungarica* var. *capitata* Cl. — д, *N. hustedtii* Krasske — д, *N. interglacialis* Hust. — д, *N. lacustris* var. *apiculata* Østr. — д, *N. lanceolata* (Ag.) Kütz. var. *lanceolata* — д, *N. lanceolata* var. *tenella* A. S. — д, *N. laterostrata* Hust. — д, *N. menisculus* Schum. var. *menisculus* — д, *N. menisculus* var. *meniscus* (Schum.) Hust. — д, *N. oblonga* Kütz. var. *oblonga* — д, *N. opportuna* Hust. — ?, *N. placentula* Ehr. — д, *N. placentula* (Ehr.) Grun. var. *placentula* — д, *N. placentula* f. *rostrata* A. Mayer — д, *N. pseudogracilis* Skv. — д, *N. pseudoscutiformis* Hust. — д, *N. pupula* Kütz. var. *pupula* — д, *N. pupula* var. *capitata* Hust. — д, *N. pupula* var. *rectangularis* (Greg.) Grun. — д, *N. radiosa* Kütz. var. *radiosa* — д, *N. radiosa* var. *tenella* (Bréb.) Grun. — д, *N. reinhardtii* (Grun.) Cl. — д, *N. rhynchocephala* Kütz. var. *rhynchocephala* — д, *N. scutelloides* W. Sm. var. *scutelloides* — д, *N. tuscula* (Ehr.) Grun. var. *tuscula* — д, *N. tuscula* f. *rostrata* Hust. — д, *N. verecunda* Hust. — д, *N. viridula* Kütz. var. *viridula* — д, *N. viridula* f. *capitata* Mayer — д, *Pinnularia borealis* Ehr. var. *borealis* — д, *P. divergentissima* (Grun.) Cl. var. *divergentissima* — д, *P. esox* Ehr. — ?, *P. gentilis* (Donk.) Cl. — д, *P. gibba* Ehr. var. *gibba* — д, *P. interrupta* W. Sm. var. *interrupta* — д, *P. major* (Kütz.) Cl. var. *major* — д, *P. major* var. *hyalina* (Hust.) Skabitsch. — ?, *P. mesolepta* (Ehr.) W. Sm. var. *mesolepta* — д, *P. nobilis* Ehr. — д, *P. viridis* (Nitzsch) Ehr. var. *viridis* — д, *Neidium affine* (Ehr.) Cl. var. *affine* — д, *N. iridis* f. *vernale* Reich. — д, *Caloneis bacillum* (Grun.) Mer. var. *bacillum* — д, *C. bacillum* var. *lancettula* (Schultz) Hust. — д, *C. schumanniana* (Grun.) Cl. var. *schumanniana* — д, *C. schumanniana* var. *biconstricta* Grun. — д, *C. silicula* (Ehr.) Cl. var. *silicula* — д, *C. silicula* var. *baicalensis* Skv. — д, *C. silicula* var. *kjellmaniana* Cl. —

д, *C. silicula* var. *truncatula* Grun. — д, *Gyrosigma attenuatum* (Kütz.) Rabenh. var. *attenuatum* — д, *G. kuetzingii* (Grun.) Cl. — д, *Amphora costulata* Skv. — д, *A. mongolica* Østr. var. *mongolica* — д, *A. ovalis* Kütz. var. *ovalis* — д, *A. ovalis* var. *libyca* Ehr. — д, *A. ovalis* var. *pediculus* Ehr. — д, *A. pediculus* var. *minor* Grun. — д, *A. thumensis* (Mayer) A. Cl. — д, *Cymbella cistula* (Hemp.) Grun. var. *cistula* — о, *C. cymbiformis* (Ag. ? Kütz.) V. H. var. *cymbiformis* — о, *C. diluviana* (Krasske) Florin — о, *C. ehrenbergii* Kütz. var. *ehrenbergii* — о, *C. gracilis* (Rabenh.) Cl. — о, *C. hustedtii* Krasske — о, *C. laevis* Näg. — о, *C. lanceolata* (Ehr.) V. H. var. *lanceolata* — о, *C. lanceolata* var. *notata* Wisl. — ?, *C. leptoceros* (Ehr.) Grun. — о, *C. microcephala* Grun. — о, *C. naviculiformis* Auersw. — о, *C. sinuata* Greg. var. *sinuata* — о, *C. sinuata* f. *ovata* Hust. — ?, *C. stuxbergii* var. *sibirica* Wisl. — о, *C. turgida* (Greg.) Cl. var. *turgida* — о, *C. ventricosa* Kütz. var. *ventricosa* — о, *Didymosphenia geminata* (Lyngb.) M. Schmidt — о, *Gomphonema acuminatum* Ehr. var. *acuminatum* — о, *G. acuminatum* var. *brebissonii* (Kütz.) Cl. — о, *G. acuminatum* var. *coronatum* (Ehr.) W. Sm. — о, *G. acuminatum* var. *intermedium* Grun. — ?, *G. acuminatum* var. *trigonocephalum* (Ehr.) Grun. — о, *G. acuminatum* var. *turris* (Ehr.) Cl. — о, *G. angustatum* (Kütz.) Rabenh. var. *angustatum* — о, *G. constrictum* Ehr. var. *constrictum* — о, *G. gracile* Ehr. var. *gracile* — о, *G. intricatum* Kütz. var. *intricatum* — о, *G. intricatum* var. *pumilum* Grun. — о, *G. lanceolatum* Ehr. var. *lanceolatum* — о, *G. longiceps* var. *subclavatum* Grun. — о, *G. olivaceum* (Lyngb.) Kütz. var. *olivaceum* — о, *G. olivaceum* var. *calcareum* Cl. — о, *G. parvulum* (Kütz.) Grun. var. *parvulum* — о, *G. parvulum* var. *micropus* (Kütz.) Cl. — о, *G. quadripunctatum* (Østr.) Wisl. var. *quadripunctatum* — о, *Epithemia intermedia* Fricke — о, *E. sorex* Kütz. var. *sorex* — о, *E. turgida* (Ehr.) Kütz. var. *turgida* — о, *E. turgida* var. *granulata* (Ehr.) Grun. — о, *E. zebra* (Ehr.) Kütz. var. *zebra* — о, *E. zebra* var. *porcellus* (Kütz.) Grun. — о, *E. zebra* var. *saxonica* (Kütz.) Grun. — о, *Rhopalodia gibba* (Ehr.) O. Müll. var. *gibba* — о, *Hantzschia amphioxys* (Ehr.) Grun. var. *amphioxys* — д, *H. amphioxys* f. *capitata* O. Müll. — д, *Nitzschia amphibia* Grun. var. *amphibia* — д, *N. angustata* (W. Sm.) Grun. var. *angustata* — д, *N. angustata* var. *acuta* Grun. — д, *N. communis* Rabenh. var. *communis* — д, *N. fonticola* Grun. var. *fonticola* — д, *N. frustulum* (Kütz.) Grun. var. *frustulum* — д, *N. heufleriana* var. *elongata* Pant. — д, *N. kuetzingiana* Hilde var. *kuetzingiana* — д, *N. recta* Hantzsch — д, *Cymatopleura elliptica* (Bréb.) W. Sm. var. *elliptica* — д, *C. elliptica* var. *nobilis* (Hantzsch) Hust. — д, *C. solea* (Bréb.) W. Sm. var. *solea* — д, *Surirella capronii* Bréb. var. *capronii* — д, *S. turgida* W. Sm. var. *turgida* — д, *Campylodiscus noricus* Ehr. var. *noricus* — д, *C. noricus* var. *hibernicus* (Ehr.) Grun. — д.

Из перечисленных диатомей 217 для данного озера приводятся впервые. Анализ систематического состава диатомей показывает, что к классу *Centrophyceae* относятся 18 видов и разновидностей, составляющих всего 7.8% от общего числа видов. Главенствующее положение по числу видов принадлежит классу *Pennatophyceae*, из двух порядков которого порядок *Rhaphales* наиболее многочислен — 75.3%. Наибольшим видовым разнообразием в этом порядке выделяются роды *Navicula* Bory (29 видов), *Cymbella* Ag. (15 видов) и *Achnanthes* Bory (13 видов). В порядке *Araphales* разнообразен только род *Fragilaria* Lyngb. (11 видов).

Число планктонных видов диатомей невелико — 11% от выявленных, но в колонке северной части озера доминирующим видом оказался *Aulacosira granulata*, в массе встречающийся в образцах, соответствующих глубинам 0—1.60 и 3.10—6.10 м отложений. В слоях отложений на глубине 1.60—3.10 м обилие *A. granulata* резко сокращается и доминантом становится *A. italica*. Для остальных колонок донных отложений озера характерно доминирующее положение донных видов и видов обрастаний. Представители этих группировок в диатомовом комплексе осадков озера имеют равный процент (42%). Наиболее часто встречающиеся донные виды *Navicula pupula* с разновидностями, *N. oblonga*, *Amphora ovalis* с разновидностями, *Nitzschia fonticola*, *Campylodiscus noricus*. Среди группы обрастателей чаще других распространены виды родов *Fragilaria* и *Achnanthes*: *Fragilaria pinnata*, *F. construens*, *Achnanthes exi-*

gua, *A. conspicua*, *A. lanceolata* с разновидностями, а также виды родов *Cocconeis* Ehr., *Gomphonema* Ag. и *Cymbella*.

Преобладание среди диатомовых водорослей в отложениях озера донных видов и видов обрастаний, по-видимому, можно объяснить значительным распространением зоны мелководий и падениями уровня воды в озере, обусловленных периодическими засухами в течение голоцена. Современным аналогом подобных обмелений может послужить снижение уровня воды в озере более чем на 1.5 м, произошедшее в 1973 г., когда в восточной части озера появились новые островки базальтовой лавы.

Подавляющее большинство видов диатомового комплекса — олигогалобии или пресноводные виды. Обнаружен только один вид-мезогалоб (*Navicula crusicula*), но находка эта единична и относится к поверхностному образцу. Основная масса пресноводных диатомей — индифференты (80%), а на долю галофилов и галофобов приходится соответственно 8.6 и 4% (см. таблицу). По отношению к рН воды обилием видов выделяются алкалифилы (53%), предпочитающие для своего развития слабощелочную воду, и группа индифферентов (32%). Если судить по преобладанию в составе диатомовых водорослей представителей этих двух экологических групп, то справедливо будет предположение, что за время накопления толщи осадков вода в озере имела слабощелочную реакцию.

Эколого-географическая характеристика диатомовых водорослей
озер Тэрхийн-Цаган-Нур, Хубсугул и Буйр-Нур

Эколого-географические группы	Тэрхийн-Цаган-Нур		Хубсугул		Буйр-Нур	
	число видов	процент от выявленных видов	число видов	процент от выявленных видов	число видов	процент от выявленных видов
Отношение к NaCl						
гб	9	4.0	8	4	5	4
инд	184	80.0	146	81	102	74
гл	20	8.6	15	8	17	12
мез	1	0.4	3	2	5	4
?	17	7.0	9	5	9	5
Отношение к рН						
ац	12	5	12	7	5	4
инд	74	32	62	34	44	32
ал	123	53	93	51	73	53
?	22	10	14	8	16	11
Географическая характеристика						
аа	31	14	35	19	8	6
б	107	46	90	50	73	53
к	81	35	51	28	43	31
?	12	5	5	3	14	10
Местообитание						
п	25	11	16	9	12	9
о	98	42	91	50	57	41
д	96	42	66	37	64	46
?	12	5	8	4	5	4

Примечание. гб — галофоб, инд. — индифферент, гл — галофил, мез — мезогалоб, ац — ацидофил, ал — алкалифил, аа — арктоальпийский, б — бореальный, к — космополит; ? — виды, мало изученные в экологическом или географическом отношениях.

Дифференциация диатомовых водорослей по географическим группам выявляет высокий процент бореальных видов (46%), характерных для умеренной зоны земного шара. В эту группу входят *Aulacosira italica*, *Cocconeis placentula* с разновидностями, *Stephanodiscus astraеа* var. *minutulus*, *Opephora martyi* и др. Вторая достаточно обширная группа — космополиты (35%) с наиболее часто встречающимися видами *Aulacosira granulata*, *Achnanthes lanceolata*, *Amphora*

ovalis и видами рода *Fragilaria*, обладающими широкой амплитудой приспособляемости к условиям среды. На долю арктоальпийской группы приходится 14% всех видов диатомовых водорослей, обнаруженных в донных отложениях озера.

Таким образом, анализ выявленной голоценовой диатомовой флоры оз. Тэрхийн-Цаган-Нур позволяет заключить, что на протяжении последних 7000 лет она имела в целом бореальный характер и была составлена в основном пресноводными алкалифильными и индифферентными видами со значительным участием донных видов и видов обрастаний.

Сравнение списков диатомовых водорослей донных отложений озер Тэрхийн-Цаган-Нур, Хубсугул (Северный Хангай, бассейн Северного Ледовитого океана) и Буйр-Нур (Восточная Монголия, бассейн Тихого океана) указывает на флористическую близость водоемов Хангайского озерного района (Дулмаа, 1974) и существенное таксономическое различие состава диатомей из осадков озер, относящихся к разным бассейнам (Дорофеюк, 1977, 1978). Для донных отложений озер Хубсугул и Тэрхийн-Цаган-Нур выявлено 134 общих вида диатомовых водорослей. Коэффициент общности флор $K_{общ}$ для этих озер по Жаккару равен 48.2, по Серенсену — 65%, а коэффициент флористической связи $K_{фс}$, рассчитанный по формуле Стургена—Радулеску (Малышев, 1972) и равный —0.04, говорит о весьма слабом различии изученных диатомовых флор. Меньший $K_{общ}$ (30.6%) определен для флор озер Тэрхийн-Цаган-Нур и Буйр-Нур, имеющих 87 общих видов. $K_{фс}$, равный в этом случае —0.4, свидетельствует об умеренном различии диатомовых флор этих озер, относящихся к разным озерным районам и бассейнам.

При дальнейшем сравнении видового состава трех разнотипных по трофности озер, относящихся к разным природным зонам Монголии (Хубсугул — олиготрофное озеро горно-таежного пояса, Тэрхийн-Цаган-Нур — олиготрофный водоем горно-лесостепного пояса и Буйр-Нур — мезоолиготрофное озеро равнинной сухостепной зоны), обращает на себя внимание постоянство процентных соотношений представителей экологических групп водорослей этих водоемов (см. таблицу). Во-первых, в данных озерах господствуют индифферентные по отношению к галобности виды (74—80%). Во-вторых, около 50% выявленных видов представлены алкалифильными формами, что свидетельствует о слабощелочной реакции озерных вод. В-третьих, во всех названных озерах преобладают бореальные и космополитные виды (78—84%), что, по-видимому, может указывать на принадлежность всех водоемов к одной климатической области, определяемой как континентальная область умеренной зоны земного шара («Климаты зарубежной Азии», 1975). Географическое положение этих озер определяется снижением участия арктоальпийских видов при изменении природной зоны (19% арктоальпийских видов в Хубсугуле и 6% в оз. Буйр-Нур) и увеличением числа мезогалобных и галофильных видов в равнинном оз. Буйр-Нур.

Таким образом, сравнительный анализ видового состава диатомовых водорослей донных отложений водоемов разных районов Монголии дает возможность получить экологические характеристики, позволяющие судить о принадлежности озер к одной климатической области и разным природным зонам изучаемого региона.

ЛИТЕРАТУРА

- Виппер П. Б., Дорофеюк Н. И., Метельцева Е. П. и др. Опыт реконструкции растительности Западной и Центральной Монголии в голоцене на основе изучения донных отложений пресных озер. — В кн.: Структура и динамика основных экосистем Монгольской Народной Республики. Л.: Наука, 1976, с. 35—59. — Дорофеюк Н. И. Характеристика диатомовых водорослей из отложений озера Хубсугул. — В кн.: Растительный и животный мир Монголии. Л.: Наука, 1977, с. 193—204. — Дорофеюк Н. И. Диатомовые водоросли отложений озера Буйр-Нур (МНР). — В кн.: География и динамика растительного и животного мира МНР. М.: Наука, 1978, с. 142—148. — Дулмаа А. Биология озер Монгольской Народной Республики: Автореф. дис. . . док. биол. наук. Иркутск, 1974. 40 с. — Климаты зарубежной Азии. Л.: Гидрометеиздат, 1975. 448 с. — Кожевников А. В., Савин В. Е., Унфлянд А. К. История развития Хангайского нагорья в мезозое и кайнозое. — В кн.: Геология мезозоя и кайнозоя Западной Монголии. М.: Наука, 1970, с. 157—169. — Кордэ Н. В. Методика биологического анализа донных отложений. — В кн.: Методика изучения сапропелевых отложений.

М.: Изд-во АН СССР, 1953, с. 176—207. — Кордэ Н. В. Методика биологического изучения донных отложений озер (полевая работа и биологический анализ). — В кн.: Жизнь пресных вод, т. 4. М.; Л.: Изд-во АН СССР, 1956, с. 383—413. — Малышев Л. И. Флористические спектры Советского Союза. — В кн.: История флоры и растительности Евразии. Л.: Наука, 1972, с. 17—40. — Рыбы Монгольской Народной Республики. Условия обитания, систематика, морфология, зоогеография. М.: Наука, 1983. 277 с. — Дулмаа А., Элзийхутаг Н., Туяа Ц. Монгол орны планктон замгийн судлагааны дунгээс. — Бот. хурээллэнгийн эрдэм шинжилгээний бүтэгл, 1979, № 5, с. 146—158. — Цогт Ө. Монгол орны усны планктон ургамал. — Шинжлэх ухааны Акад. Мэд. байг. ух, 1970, № 2, с. 40—53.

Институт эволюционной морфологии и экологии животных
им. А. Н. Северцова АН СССР,
Москва.

Получено 5 V 1982.

УДК 582.29 : 551.481.1 (479.25)

Бот. журн., т. 69, № 9

А. А. Абрамян

ФОРМИРОВАНИЕ ЛИШАЙНИКОВОГО ПОКРОВА НА ОБНАЖЕННЫХ КАМЕНИСТЫХ ГРУНТАХ ОЗЕРА СЕВАН

A. A. ABRAMIAN. FORMATION OF THE LICHEN COVER ON THE NAKED STONY GROUND
OF THE SEVAN LAKE

Прослежена смена лишайниковой растительности на каменистых обнажениях дна оз. Севан. Выявлены 19 видов лишайников и установлены 4 начальные стадии становления лишайникового покрова.

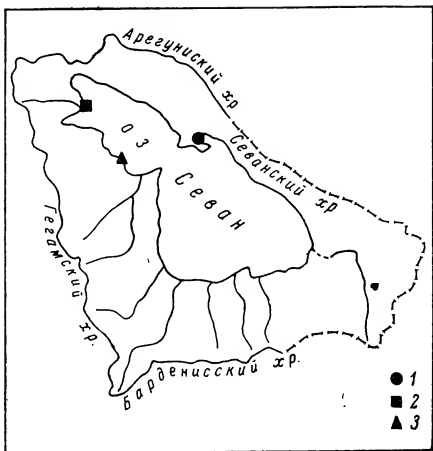
Ранние стадии формирования растительного покрова изучаются различными методами, в частности наблюдениями за заселением растениями обнаженных молодых местообитаний. К таким местообитаниям относится и обнажившееся из-под воды дно высокогорного оз. Севан (1897 м над ур. м.). Интенсивное использование в народном хозяйстве вековых запасов воды Севана за 1936—1980 гг. привело к снижению уровня зеркала озера на 18 м, обнажив около 20 тыс. га донных грунтов. Эта огромная территория, зарастая, со временем стала объектом фитоценологических исследований (Казарян, Карапетян, 1950; Карапетян, 1957, 1960, 1966; Наринян, Карапетян, 1958; Симонян, Барсегян, 1971; Папилян, Барсегян, 1972; Барсегян, 1974; Хуршудян, Барсегян, 1974), в основном затрагивающих вопросы динамики цветковой растительности. Лишайники же, являющиеся одним из компонентов растительности обнажений дна Севана, до сих пор не изучали.

При маршрутных обследованиях обнажений дна озера в связи с изучением флоры лишайников бассейна оз. Севан мы обратили внимание на некоторую упорядоченность в распределении литофильных лишайников, что и побудило нас к изучению процессов становления лишайникового покрова на этой территории. Целью исследования были выявление флористической насыщенности, а также установление стадий формирования лишайникового покрова на каменистых обнажениях дна Севана и их характеристика.

Подобные исследования ранее проводили, например, для лишайников на моренах отступающих ледников (Мартин, 1967), лишайников обнажений массивно-кристаллических пород Северного Урала (Магомедова, 1979), скалистых обнажений Новой Зеландии (Orwin, 1970) и т. д.

Материал и методика

Работу выполняли в полевые сезоны 1979—1980 гг. Формирование лишайникового покрова, смену лишайниковой растительности изучали стационарно на трех наиболее характерных для каменистых обнажений участках (см. рисунок): на берегу у с. Айриван, на п-ове Севан и на восточном берегу Артаниш-



ского п-ова. Участки расположены соответственно на западном, северо-западном и восточном побережьях озера и характеризуются максимальным скоплением крупнообломочного материала, который у с. Айриван представлен в основном андезитобазальтами, а на п-ове Севан и Артанишском п-ове — известняками, габбро, перидотитами (Саркисян, 1962).

Местообитаниями для изученных лишайников, кроме крупнообломочных отложений горных пород, служат донные выходы скал,

известковый конгломерат (цементированные карбонатами образования, достигающие 1 м в поперечнике) и в единичных случаях — крупнозернистый песок, заполняющий пространство между обломочными отложениями, а также трещины и неровности на их поверхности. Все эти местообитания покрыты белой пленкой осажженного из воды карбоната кальция (Саркисян, 1962). Обнажившееся дно, ныне прибрежная полоса озера, на всем своем протяжении по конфигурации различно. В одних случаях горы находятся в отдалении от береговой линии, уклоны дна пологие и тогда ширина обнажившейся полосы достигает до значительных размеров. Местами же скалы подступают близко к озеру, склоны дна достигают большой крутизны и ширина обнажившейся полосы сокращается. На избранных для исследования участках крутизна обнаженного дна достигает в среднем 13° , а ширина обнажившейся полосы варьирует в пределах 60—100 м.

На каждом участке было заложено по 3 пробных площадки по профилю обнаженной полосы (от воды до коренного берега). С помощью квадрат-сетки 20×20 см на каждой пробной площадке учитывали фитоценологические показатели для каждого метра понижения уровня воды. С этой целью проводили замеры высоты береговой линии зеркала озера. Пробные точки отбирали случайным методом в трех повторностях. В результате было сделано 487 описаний. В бланке описания отмечали участок, высоту над зеркалом озера и соответствующий данной высоте год возникновения обнажения, ориентацию склона, крутизну и характер поверхности местообитаний, общее проективное покрытие лишайников. Для каждого вида отмечали проективное покрытие, обилие, размеры слоевищ, наличие плодоношения.

Для выяснения влияния эдафических условий на характер смены лишайниковой растительности проводили 2 серии наблюдений — на субстратах с гладкой и пористой поверхностью (известковый конгломерат). Рассматривали поверхности с ориентацией, соответствующей экспозиции склона (северо-восточная, восточная, южная). Отбирали горизонтальные поверхности, поверхности, соответствующие крутизне склона, и отклоняющиеся от крутизны склона в пределах 10° . Вертикальные поверхности рассматривали в полосах, где выступают крутые скалы. Подобный подход обусловлен преобладанием местообитаний с перечисленной степенью крутизны. Более детальный учет экологических условий мы сочли нецелесообразным в связи с однообразием местообитаний, а также поскольку это выходило за рамки поставленной задачи. Описания анализировали путем обработки сводной таблицы (первичной матрицы) на основе характерных видов, активных индикаторов (Викторов, 1971), и сопоставляя флористические составы описаний.

Результаты исследования

Как нам удалось установить, литофильные лишайники на обнаженных грунтах оз. Севан представлены 19 видами, а также несколькими слаборазвитыми, недоступными идентификации стерильными слоевищами. 9 из выявлен-

ных видов оказались флористическими новинками для лишенофлоры Армении, а *Sarcogyne polackiana* — для СССР (Абрамян, 1980, 1982).

Ниже приводится список выявленных видов лишайников в порядке их последовательного включения в сообщество: *Candelariella aurella* (Hoffm.) Zahlbr., *Xanthoria elegans* (Link) Th. Fr., *Caloplaca flavovirescens* (Wulf.) DT. et Sarnth., *Lecanora dispersa* (Pers.) Sommerf., *Sarcogyne polackiana* (Müll. Arg.) H. Magn., *Lecanora crenulata* (Dicks.) Hook., *L. muralis* (Schreb.) Rabenh., *Caloplaca lactea* (Massal.) Zahlbr., *Staurothele catalepta* (Ach.) Blomb. et Forss., *Verrucaria muralis* Ach., *Acarospora cervina* Massal. f. *pruinosa* Massal., *Rinodina bischoffii* (Hepp) Massal., *Caloplaca biatorina* (Massal.) Steiner, *C. saxicola* (Hoffm.) Nordin, *C. decipiens* (Arn.) Blomb. et Forss., *Collema cristatum* (L.) Wigg., *C. polycarpon* Hoffm., *C. tenax* (Sw.) Ach., *C. undulatum* Laur. ex Flot. var. *granulosum* Degel.

Несмотря на ограниченное видовое разнообразие, что, по-видимому, связано с особенностями субстрата, выявлены различия в составе лишайников обнаженных грунтов разных побережий. Так, *Sarcogyne polackiana*, *Acarospora cervina* f. *pruinosa*, *Caloplaca decipiens*, *C. saxicola*, *Rinodina bischoffii*, *Verrucaria muralis* собраны с обнаженных грунтов только на северо-восточном побережье. Это связано с особенностями лишенофлоры данного побережья в целом, отличающейся более ксерофильным составом.

В рамках отмеченного выше набора видов мы попытались проследить изменения состава и строения сообщества лишайников за 45-летний промежуток времени (1936—1980 гг.), а также выделить начальные стадии формирования лишайникового покрова.

На основе анализа полученных фитоценологических показателей и с учетом времени обнажения дна озера установлены 4 начальные стадии становления лишайникового покрова (табл. 1).

ТАБЛИЦА 1

Стадии становления лишайникового покрова на обнаженных каменистых грунтах оз. Севан

Стадия	Высота обнаженной полосы над зеркалом озера, м	Продолжительность стадии, годы	Общее проективное покрытие лишайников, %	Виды лишайников в порядке их включения в сообщество
I	1—3.5	10—11	12	<i>Candelariella aurella</i> , <i>Xanthoria elegans</i> , <i>Caloplaca flavovirescens</i> , <i>Lecanora dispersa</i>
II	3.5—7	4—5	38—41	Те же, что и для I стадии + <i>Sarcogyne polackiana</i> , <i>Lecanora crenulata</i> , <i>L. muralis</i> , <i>Caloplaca lactea</i> , <i>Staurothele catalepta</i> , <i>Verrucaria muralis</i> , <i>Acarospora cervina</i> f. <i>pruinosa</i> , <i>Rinodina bischoffii</i> , <i>Caloplaca biatorina</i> , <i>C. saxicola</i> , <i>C. decipiens</i>
III	7—16	7—8	50—55	Те же, что и для II стадии + <i>Collema cristatum</i> , <i>C. polycarpon</i> , <i>C. tenax</i> , <i>C. undulatum</i> var. <i>granulosum</i>
IV	16—19.5	13—22	75—80	Те же, что и для III стадии

Как нам удалось проследить, первые лишайники поселяются на 8—9-й годы после обнажения местообитаний, значительно позже цветковых растений. Аналогичные сроки появления лишайников наблюдали на молодом вулканическом о. Сартси (Moore, 1979). Время появления первых лишайников совпадает с выходом территории из зоны заплеска волны. В этой полосе заселения, которая соответствует началу стадии I, выявлены *Candelariella aurella*, *Caloplaca flavovirescens*, *Lecanora dispersa*, *Xanthoria elegans*. Общее проективное покрытие этих видов в среднем равно 12%, они размещены диффузно, слоевищами не контактируют. На этой стадии доминирует *Candelariella aurella*, содоминирует *Caloplaca flavovirescens*. *Xanthoria elegans* обнаружена в виде инициальных сте-

рильных розеток до 4 мм в диам. Первая стадия длится 10—11 лет и на высоте 3.5 м над зеркалом озера замещается следующей стадией.

Началу стадии II соответствует полоса миграции береговой линии примерно 19-летней давности. Для этой стадии (табл. 2) характерны значительно большее разнообразие видов и увеличение общего проективного покрытия лишайников до 41%. Стадия II выделена по активным индикаторам (*Lecanora muralis*, *Caloplaca saxicola*, *C. biatorina*), покрытие которых хоть и невелико, но обилие значительно. Стадия II начинается с появления стерильных розеток *Lecanora muralis* (до 1 см в диам.), а завершается с началом плодоношения у *Lecanora muralis* и появлением вымирающих с центра розеток *Xanthoria elegans*. Последняя начинает вымирать с центра, достигнув 3 см в диам. Уже на стадии II *X. elegans* появляется и на вертикальных поверхностях, где в дальнейшем достигает своего максимума как в покрытии, так и в размере розеток (4 см). Замечено, что инициальные слоевища *X. elegans* образуются на протяжении всех 4 стадий, вытесняя старые слоевища того же вида. На стадии II *X. elegans* нарастает сначала на *Candelariella aurella*, а затем и на *Caloplaca flavovirescens*, которые вытесняются из сообщества (отметим, что абсолютное выпадение видов из сообщества не наблюдалось). Со временем вытеснения *C. flavovirescens* совпадает внедрение розеточных форм рода *Caloplaca*, которые на обнаженных грунтах сопутствуют друг другу, нередко контактируя слоевищами, и максимально развиваются в пределах той же стадии II, где они впервые появились.

Стадия III (табл. 3) начинается в полосе 23-летней давности обнажения субстрата, на высоте 7 м над зеркалом озера и длится 7—8 лет. Здесь уже пред-

ТАБЛИЦА 2

Характерные описания стадии II становления лишайникового покрова на каменистых обнажениях дна оз. Севан

Вид	11 п-ов Артаниш Ю 20° гладкая 38			125 п-ов Артаниш В 10° пористая 41			232 с. Айриван С 180° гладкая 39			285 с. Айриван С 15° пористая 40			448 п-ов Севан З 25° пористая 40		
	обилие	покрытие	характерные особенности	обилие	покрытие	характерные особенности	обилие	покрытие	характерные особенности	обилие	покрытие	характерные особенности	обилие	покрытие	характерные особенности
<i>Candelariella aurella</i>	2	3.0	е	2	3.4	е	2	3.1	е	2	3.5	е	2	3.4	е
<i>Xanthoria elegans</i>	2	6.9	с	2	7.2	д	3	16.0	д	3	17.0	д	3	18.0	сд
<i>Caloplaca flavovirescens</i>	1	2.4	е	1	2.8	е	1	3.0	е	1	3.0	е	1	2.5	е
<i>Lecanora dispersa</i>	2	5.0	е	2	5.2	е	1	1.2	е	1	1.5	е	2	1.5	е
<i>Sarcogyne polackiana</i>	1	0.3	е	1	0.3	е	—	—	—	—	—	—	—	—	—
<i>Lecanora crenulata</i>	1	1.0	е	2	1.2	е	1	2.5	е	1	2.8	е	2	2.5	е
<i>L. muralis</i>	5	4.6	б	5	5.0	с	4	5.0	а	4	5.0	б	5	5.0	с
<i>Caloplaca lactea</i>	—	—	—	1	0.5	е	1	0.4	е	1	0.4	е	—	—	—
<i>Staurothele catalepta</i>	1	0.2	е	—	—	—	1	0.5	е	1	0.5	е	1	0.5	е
<i>Verrucaria muralis</i>	1	0.4	е	1	0.5	е	—	—	—	—	—	—	—	—	—
<i>Acarospora cervina</i>	1	0.9	а	1	1.0	а	—	—	—	—	—	—	—	—	—
<i>f. pruinosa</i>	—	—	—	—	—	—	—	—	—	—	—	—	—	—	—
<i>Rinodina bischoffii</i>	1	0.5	е	1	0.5	е	—	—	—	—	—	—	—	—	—
<i>Caloplaca biatorina</i>	4	4.4	с	5	5.0	б	4	6.3	с	5	6.0	с	5	6.3	с
<i>C. saxicola</i>	5	4.0	с	5	4.2	с	—	—	—	—	—	—	—	—	—
<i>C. decipiens</i>	4	4.0	с	4	4.2	с	—	—	—	—	—	—	—	—	—
Неидентифицированные виды	—	0.4	—	—	—	—	—	1.0	—	—	0.3	—	—	0.3	—

Примечание. Здесь и в табл. 3 в первых 6 строках (сверху вниз) дано следующее: № описания, участок, экспозиция, крутизна, характер поверхности, общее проективное покрытие, %; обилие дано по пятибалльной шкале; а — инициальное слоевище, б — начало плодоношения, с — хорошо развитое слоевище, д — вымирающая в центре розетка, е — наличие только плодовых тел.

ставлен полный набор лишайников обнаженных грунтов. Общее проективное покрытие их достигает 50—55%. Это происходит за счет увеличения как числа видов, так и покрытия каждого из ранее внедрившихся. На этой стадии доминируют виды рода *Collema* (16—20%). Замечено, что на северо-восточном побережье из них наиболее обильно развивается *C. polycarpon*, а на западном — *C. undulatum* var. *granulosum*. На стадии III *Xanthoria elegans*, имея почти одинаковое с видами рода *Collema* покрытие, находится в несколько угнетенном состоянии. На этой стадии розетки *Lecanora muralis* достигают 3.5 см в диам. и нарастают на слоевища *Xanthoria elegans*.

ТАБЛИЦА 3
Характерные описания стадии III становления лишайникового покрова на каменистых обнажениях дна оз. Севан

Вид	32 п-ов Артаниш Ю-В 10° гладкая 53			89 п-ов Артаниш В 20° пористая 55			195 с. Айриван С 25° гладкая 51			255 с. Айриван С-В 20° пористая 55			462 п-ов Севан 3 25° гладкая 51		
	обилие	покрытие	характерные особенности	обилие	покрытие	характерные особенности	обилие	покрытие	характерные особенности	обилие	покрытие	характерные особенности	обилие	покрытие	характерные особенности
<i>Candelariella aurella</i>	1	0.8	е	1	0.8	е	1	0.7	е	1	0.8	е	1	0.6	е
<i>Xanthoria elegans</i>	3	12.5	д	3	12.8	д	3	13.2	д	3	14.1	д	3	12.0	д
<i>Caloplaca flavovirescens</i>	1	2.0	е	1	2.2	е	1	2.0	е	1	2.2	е	1	2.0	е
<i>Lecanora dispersa</i>	2	2.0	е	2	2.0	е	2	3.9	е	2	4.2	е	1	3.5	е
<i>Sarcogyne polackiana</i>	1	0.8	е	1	0.8	е	—	—	—	—	—	—	—	—	—
<i>Lecanora crenulata</i>	2	1.9	е	2	1.9	е	2	2.0	е	2	2.1	е	2	1.8	е
<i>L. muralis</i>	4	4.3	с	4	4.5	с	4	5.0	с	4	5.1	с	4	5.0	с
<i>Caloplaca lactea</i>	1	0.4	е	1	0.4	е	1	0.3	е	1	0.4	е	—	—	—
<i>Staurothele catalepta</i>	1	0.5	е	—	—	—	1	0.7	е	1	0.7	е	1	0.6	е
<i>Verrucaria muralis</i>	—	—	—	1	0.4	е	—	—	—	—	—	—	—	—	—
<i>Acarospora cervina</i>	1	0.8	а	1	0.8	а	—	—	—	—	—	—	—	—	—
<i>f. pruinosa</i>	—	—	—	—	—	—	—	—	—	—	—	—	—	—	—
<i>Rinodina bischoffii</i>	1	0.5	е	1	0.5	е	—	—	—	—	—	—	—	—	—
<i>Caloplaca biatorina</i>	4	4.0	с	4	4.2	с	4	5.2	с	4	5.5	с	4	4.8	с
<i>C. saxicola</i>	4	2.5	с	4	2.7	с	—	—	—	—	—	—	—	—	—
<i>C. decipiens</i>	3	3.5	с	3	3.7	с	—	—	—	—	—	—	—	—	—
<i>Collema cristatum</i>	2	2.8	с	2	2.8	с	2	2.3	с	2	2.3	с	3	2.5	с
<i>C. polycarpon</i>	4	10.0	с	4	11.0	с	—	—	—	—	—	—	2	5.0	с
<i>C. tenax</i>	3	3.5	с	3	3.5	с	3	3.0	с	3	3.1	с	3	3.3	с
<i>C. undulatum</i> var. <i>granulosum</i>	—	—	—	1	1.0	с	4	12.4	с	4	13.5	с	3	9.4	с
Неидентифицированные виды	—	0.2	—	—	—	—	—	0.3	—	—	1.0	—	—	0.5	—

Стадия IV начинается в полосе примерно 32-летней давности обнажения дна (16 м над уровнем зеркала озера), включает первичную полосу заплеска волны и достигает кромки коренного берега. Здесь набор видов тот же, что и в III стадии, а общее проективное покрытие лишайников в среднем доходит до 75—80%. Все сопутствующие виды остаются максимально выраженными, а соотношение доминирующих видов изменяется. Доля *X. elegans* в общем покрытии увеличивается до 35%, несколько сокращается покрытие видов рода *Collema*, покрытие *Lecanora muralis* приближается к 10%. Примерно 15% покрытия составляют сопутствующие виды и инициальные слоевища неидентифицированных лишайников.

Первичная полоса заплеска волны находится на дневной поверхности значительно дольше наиболее рано обнажившихся донных местообитаний. Тем не менее установившееся здесь сообщество лишайников своим составом и строением идентично сообществу уровня начала стадии IV.

Выделенные стадии характеризуются постепенным обогащением видового состава и увеличением покрытия лишайников. На пористой поверхности увеличиваются как общее проективное покрытие лишайников, так и покрытие отдельных видов. Однако очередность и время заселения лишайников, а также соотношение их покрытий на гладкой и пористой поверхностях местообитаний одинаковы. На местообитаниях различной крутизны и экспозиции время, последовательность заселения и соотношение покрытий отдельных видов лишайников также одинаковы. Меняется лишь общее проективное покрытие.

В результате сформировавшиеся здесь группировки литофильных лишайников сливаются с сообществом лишайников на известняках коренного берега. На силикатных же породах коренного берега резко меняются как видовой состав, так и строение сообщества лишайников. Общее проективное покрытие здесь нередко достигает 100 %.

На силикатных скалах, валунах и камнях коренного берега наиболее обычны *Aspicilia reticulata* Krempelh., *Dimelaena oreina* (Ach.) Norm., *Lecanora bicineta* Ram., *L. muralis*, *L. rupicola* (L.) Zahlbr., *Parmelia taractica* Krempelh., *Physcia caesia* (Hoffm.) Fűrnr., *Ramalina capitata* (Ach.) Nyl., *R. polymorpha* (Ach.) Ach., *Rhizoplaca chryzoleuca* (Sm.) Zopf, *Xanthoria elegans*.

Что касается известняков коренного берега северо-восточного побережья, то здесь обычны *Acarospora cervina* f. *pruinosa*, *Aspicilia calcarea* (L.) Mudd, *Collema cristatum* Rinodina *calcarea* (Arnold) Arnold, *Toninia coeruleonigricans* (Lightf.) Th. Fr., *Verrucaria fusca* Pers., *V. hochstetteri* Fr., *V. muralis*, *Xanthoria elegans*.

Таким образом, установленный ряд первичной сукцессии лишайниковой растительности на каменистых обнажениях дна оз. Севан, прослеживающийся вдоль всего побережья, не зависит от экспозиции, крутизны, характера поверхности местообитания и, судя по набору видов, по-видимому, определяется выветриванием субстрата (густого карбонатного налета) в ходе водной и ветровой эрозии.

ЛИТЕРАТУРА

- Абрамян А. А. Виды лишайников известные из Армянской ССР. — Биол. журн. Армении, 1980, т. 33, № 5, с. 560—561. — Абрамян А. А. Новые для СССР и Армянской ССР виды лишайников, обнаруженные на каменистых обнажениях дна озера Севан. — Биол. журн. Армении, 1982, т. 35, № 3, с. 234—235. — Барсегян А. М. Растительность обнаженных грунтов бассейна оз. Севан. — Тр. Бот. ин-та АН АрмССР, 1974, т. 19, с. 180—252. — Викторов С. В. Индикация природных процессов. — В кн.: Теоретические вопросы фитоиндикации. Л.: Наука, 1971, с. 62—70. — Казарян В. О., Карапетян Р. А. О динамике распространения одно-, дву- и многолетних травянистых форм на обнаженных грунтах озера Севан. — Изв. АН АрмССР, биол. и с.-х. науки, 1950, т. 3, № 12, с. 1129—1134. — Карапетян Р. А. Краткий очерк растительности обнажающихся грунтов озера Севан. — Изв. АН АрмССР, биол. и с.-х. науки, 1957, т. 10, № 10, с. 121—133. — Карапетян Р. А. Зарастание и смена растительности на обнаженных грунтах озера Севан: Автореф. дис. . . канд. биол. наук. Ереван, 1960. 24 с. — Карапетян Р. А. Закономерности заселения растительностью обнаженных грунтов оз. Севан в связи со спуском озера. — Бот. журн., 1966, т. 51, № 9, с. 1338—1341. — Магомедова М. А. Сукцессии сообществ литофильных лишайников в высокогорьях Северного Урала. — Экология, 1979, № 3, с. 29—38. — Мартин Ю. Л. Формирование лишайниковых синузий на моренах ледников Полярного Урала: Автореф. дис. . . канд. биол. наук. Свердловск, 1967. 22 с. — Наринян С. Г., Карапетян Р. А. О закономерностях заселения растительностью обнажающихся грунтов озера Севан. — Изв. АН АрмССР, биол. и с.-х. науки, 1958, т. 11, № 1, с. 13—25. — Папикян Н. А., Барсегян А. М. К познанию водного режима травянистых доминантов на освобожденных от озера Севан донных почвогрунтах. — Тр. Бот. ин-та АН АрмССР, 1972, т. 18, с. 128—138. — Саркисян С. Г. Петрографо-минералогические исследования бассейна оз. Севан. Ереван: Изд-во АН АрмССР, 1962. 154 с. — Симонян С. А., Барсегян А. М. Формирование микосинузий в пионерных фитоценозах освобожденных грунтов оз. Севан. — Мат. VI симп. Прибалтийских микологов и лихенологов. Рига: Изд-во ЛГУ, 1971, с. 102—105. — Хуришудян П. А., Барсегян А. М. Взаимоотношение древесных и травянистых растений на обнаженных грунтах оз. Севан. — Тр. Бот. ин-та АН АрмССР, 1974, т. 19, с. 38—126. — Moore D. M. Origins of temperate Island floras. — In: Plants and Islands. London: Acad. Press, 1979, p. 69—85. — Orwin J. Lichen succession on recently deposited rock surfaces. — N. Z. J. Bot., 1970, vol. 8, p. 452—477.

ФЛОРИСТИЧЕСКИЕ НАХОДКИ

УДК 581.9 (47+57) : 582.669.2+582.951.6

Н. Н. Цвелев

О ДВУХ НОВЫХ ДЛЯ ЕВРОПЕЙСКОЙ ЧАСТИ СССР ВИДАХ ИЗ РОДОВ
MELANDRIUM (CARYOPHYLLACEAE)
И *VERONICA* (SCROPHULARIACEAE)N. N. TZVELEV. ON TWO NEW SPECIES FOR THE EUROPAEAN PART OF THE USSR FROM THE GENERA *MELANDRIUM* (CARYOPHYLLACEAE) AND *VERONICA* (SCROPHULARIACEAE)

Виды *Melandrium eriocalycinum* и *Veronica heureka* приводятся впервые для европейской части СССР (первый из них — и для всей территории СССР). В связи с этим рассматриваются и другие виды из родства *Melandrium album* и *Veronica anagallis-aquatica*, распространение которых в европейской части СССР существенно уточняется.

В «Визначнике рослин України» (Віслюкіна, 1965 : 257) для УССР приводятся лишь 2 вида рода *Melandrium* Roehl.: *M. sylvestre* (Schkuhr) Roehl. = *M. dioicum* (L.) Coss. et Germ. с красными цветками и *M. album* (Mill.) Garcke с белыми цветками. Позднее в «Определителе высших растений Крыма» (Шалыт, 1972) для части УССР — Крыма — указывается еще вид *M. boissieri* Schischk., приоритетным названием которого в настоящее время признано *M. divaricatum* (Reichend.) Fenzl (Черепанов, 1981). В мае 1983 г. этот последний мы неожиданно обнаружили в континентальной части Украины — в заповеднике Хомутовская степь (Донецкая обл., известковистый склон балки), где его еще не отмечали. Проведенный затем просмотр материалов Гербария Ботанического института им. В. Л. Комарова АН СССР (БИН) показал, что *M. divaricatum* действительно встречается в СССР не только в Крыму и на Кавказе, но и в бассейне Дона, доходя на севере до окрестностей Донецка и Волгограда, а также в окрестностях Одессы.

М. С. Шалыт (1972) считает оба приведенных им вида из родства *M. album* (*M. album* s. str. и *M. boissieri*) распространенными по всему Крыму. Однако при просмотре материалов Гербария БИНа легко выявляется отчетливая закономерность в их географическом распространении. *M. divaricatum* (= *M. boissieri*) действительно распространен почти по всему Крыму, исключая его северную, присивашскую часть и Южный берег. На Южном берегу Крыма от Байдарских ворот до окрестностей Алушты обычен другой вид, принимавшийся Шалытом и другими авторами за *M. album* s. str., но который, как оказалось, принадлежит к еще не приводившемуся для СССР виду *M. eriocalycinum* Boiss. Типичный *M. album*, судя по материалам Гербария БИНа, встречается в Крыму только в качестве очень редкого заносного растения («Ай-Петринский опытный луговой участок, 23 VI 1917, П. Крыжовский; «Ялта, на поле, 19 V 1896, К. Гольде»). Принадлежность большинства южнобережных экземпляров *Melandrium* к *M. eriocalycinum* предполагалась еще В. Г. Траншелем, который на этикетке собранного им в окрестностях Алушты образца сделал пометку: «an *M. eriocalycinum* Boiss. var.».

Во «Flora europaea» (Walters, 1964 : 174) и *M. divaricatum*, и *M. eriocalycinum* приняты за подвиды *Silene alba* (Mill.) E. Krause: subsp. *divaricata* (Reichenb.) Walters и subsp. *eriocalycina* (Boiss.) Walters, а еще один, описанный из окрестностей Астрахани вид *Melandrium astrachanicum* Расз. лишь упоминается в примечании. С такой трактовкой группы *M. album* s. l. вряд ли можно согласиться. Трудности при разграничении видов этого рода связаны не с наличием в зонах контакта их ареалов большого числа переходных экземпляров

гибридного происхождения, как это обычно бывает у таксонов подвидового ранга, а вызваны другими причинами. К последним относится прежде всего значительное варьирование характера опушения, которому ранее придавалось большее значение при разграничении таксонов этой группы, тогда как наиболее отчетливые различия между ними проявляются лишь в стадии плодоношения. Кроме того, виды из родства *M. album* плохо сохнут при гербаризации, вследствие чего значительная часть гербарного материала по ним плохого качества. Отметим наиболее существенные признаки видов этой группы, которые могут служить для их разграничения.

M. album (Mill.) Garcke. Чашечка трубчато-колокольчатая, как и цветоножки, обычно довольно обильно- и длинноволосистая почти всегда с примесью железистых волосков, немного вздутая, при плодах кверху конусовидно-суженная, со смыкающимися или почти смыкающимися друг с другом зубцами, которые прикрывают верхушку коробочки; трубка чашечки в 2—3 раза длиннее ее зубцов; цветки белые. Распространен почти по всей европейской части СССР, кроме Арктики, но на крайнем юге встречается только как редкое заносное растение.

M. eriocalycinum Boiss. 1853, Diagn. Pl. Or., ser. 2, 1 : 78; idem, 1867, Fl. Or. 1 : 660. Чашечка колокольчатая, обычно, как и цветоножки, густо покрытая довольно длинными оттопыренными простыми волосками, нередко с примесью железистых волосков, реже с более коротким опушением без железистых волосков, немного вздутая, при плодах кверху не суженная или почти не суженная, так что зрелая коробочка на $\frac{1}{4}$ — $\frac{1}{3}$ своей длины выступает из чашечки; трубка чашечки примерно в 1.5 раза длиннее ее зубцов; цветки белые. Распространен в Восточном Средиземноморье и на Балканском п-ове, проникая на север до Чехословакии; в СССР — на Южном берегу Крыма.

M. divaricatum (Reichenb.) Fenzl (= *M. boissieri* Schischk.; вероятно, сюда принадлежит также *M. balansae* Boiss., достоверных экземпляров которого мы не видели). Чашечка трубчато-колокольчатая, как и цветоножки, довольно длинноволосистая с железистыми волосками или коротковолосистая почти без железистых волосков, довольно сильно вздутая, при плодах кверху не суженная и сильно увеличивающаяся в размерах, но зрелая коробочка почти не выступает из чашечки; трубка чашечки в 2—3 раза длиннее ее зубцов; цветки белые с желтовато-зеленым оттенком. Распространен в Южной Европе и Юго-Западной Азии; в СССР — на юге европейской части СССР и на Кавказе. Разновидности с длинноволосистой и коротковолосистой чашечками нередко встречаются совместно, но в Хомутовской степи мы отмечали только разновидность с очень коротким опушением всего растения.

M. astrachanicum Pasz. Вид, наиболее близкий к *M. album*. Отличается от него лишь количественными признаками: более слабым опушением чашечки (нередко без железистых волосков), ее меньшими размерами (включая зубцы, 10—14, а не 14—23 мм дл.), более мелкими лепестками (они обычно 8—12, а не 12—18 мм дл.) и в среднем более длинными цветоножками, вследствие чего соцветия более раскидистые. Распространен преимущественно в Астраханской обл., но в качестве полевого сорняка заносится в соседние области. Вероятно, один из предков гибридогенного и более молодого вида *M. album* s. str., хотя детальные кариологические исследования в этой группе еще не проводились.

Подобно различиям между видами из родства *Melandrium album* различия между таксонами из другой сложной в систематическом отношении группы видов из родства *Veronica anagallis-aquatica* L. становятся наиболее четкими лишь в стадии плодоношения. К сожалению, величина и окраска цветков, также достаточно постоянные в пределах этих видов, сильно изменяются при гербаризации и потому не могут быть с успехом использованы. А. Г. Борисова (1955) во «Флоре СССР» приводила для европейской части СССР следующие 6 видов этой группы, не считая значительно более обособленную *V. beccabunga* L. : *V. anagallis-aquatica*, *V. anagalloides* Guss., *V. anagallidiformis* Boreau (правильное название этого вида — *V. catenata* Pennell), *V. scardica* Griseb., *V. lysimachioides* Boiss. и *V. poljensis* Murb. Первые 4 вида принимаются также почти всеми авторами зарубежных флористических сводок последнего времени (на-

пример, Walters, Webb, 1972 : 248; Fischer, 1981 : 149—165, и др.). Однако А. Г. Еленевский (1969) в работе, специально посвященной *V. anagallis-aquatica* s. l., а затем в монографии по всему роду (Еленевский, 1978) и во «Флоре европейской части СССР» (Еленевский, 1981) принял для европейской части СССР только один вид этой группы — *V. anagallis-aquatica* с 2 подвидами: subsp. *anagallis-aquatica* и subsp. *anagalloides* (Guss.) Rouy. С подобной трактовкой группы мы не можем согласиться, так как каких-либо «переходов» между *V. anagallis-aquatica*, *V. anagalloides*, *V. catenata* и *V. scardica* обнаружить не удастся ни в природе, ни в гербарии, если не считать «переходами» дефектные гербарные экземпляры или экземпляры, собранные в начале цветения и потому трудно поддающиеся определению. Кроме того, ареалы 3 последних видов полностью накладываются на ареал *V. anagallis-aquatica*, а нередко эти виды встречаются совместно в одном и том же местобитании (болотистом лугу или приречной отмели), что определенно свидетельствует против придания какому-либо из них подвидового ранга.

В августе—сентябре 1983 г. на песчаных отмелях р. Хопер в пределах Хоперского государственного заповедника (Воронежская обл.) мы встречали в большом числе особей 2 вида вероники из группы *V. anagallis-aquatica*. Оба вида были представлены очень различными по величине (от 5 до 30 см выс.) экземплярами, но легко различались целым рядом признаков: формой листьев, цветом венчика, строением соцветий и плодов. Одним из этих видов была *V. anagallis-aquatica* s. str., а другой вид, как оказалось, лишь в последнее время был описан под названием *V. anagalloides* subsp. *heureka* М. А. Fischer (1981 : 158) из иракского Курдистана, но приводится его автором для многих пунктов Ирана, а также для окрестностей Ашхабада в пределах СССР. Ашхабадские экземпляры Гербария БИНа, в том числе экземпляр, ошибочно изображенный Борисовой (1955) под названием «*V. anagalloides*» на табл. 21 (рис. 1) «Флоры СССР» и цитируемый М. А. Fischer как принадлежащий к его subsp. *heureka*, действительно вполне сходны с хоперскими экземплярами. Очень подробные диагноз и изображение subsp. *heureka* также не оставляют сомнения в принадлежности собранных нами экземпляров к этому подвиду. Правда, Fischer считает свой подвид, подобно *V. anagalloides* s. str., однолетником, не имеющим свойственных многолетним видам черешковых листьев у основания растения, в то время как большинство европейских экземпляров явно являются многолетниками, нередко имеющими прикорневые столонообразные стебли с коротко-черешковыми листьями. Лишь экземпляры с длительно затопляемых приречных отмелей производят впечатление однолетников, и именно такие экземпляры могли быть описаны под названием subsp. *heureka*. Достоинство удивления то обстоятельство, что такой широко распространенный вид (его ареал занимает значительную часть Евразии от Брянской обл. и Башкирии через Кавказ и Среднюю Азию до Афганистана и Ирака!) так долго не был описан и определялся коллекторами самым различным образом (нередко даже как *V. beccabunga*, мелкие экземпляры которого он действительно напоминает).

С подвидовым рангом subsp. *heureka* мы никак не можем согласиться и считаем его вполне самостоятельным видом — *V. heureka* (М. А. Fisch.) Tzvel. comb. nov. (= *V. anagalloides* subsp. *heureka* М. А. Fisch. 1981, in Rech. fil., Fl. Iran, 147 : 158, fig. C7, tab. 110), более близким к *V. scardica* и *V. catenata*, чем к *V. anagalloides*. В европейской части СССР ареал его в значительной своей части совпадает с ареалом *V. anagalloides*, от которой он легко отличается значительно более широкими (яйцевидными или широкоэллиптическими, а не линейно-ланцетными) листьями и более крупными округлыми (а не эллиптическими) коробочками. Кроме того, *V. anagalloides* подобно *V. scardica* является диплоидом с $2n=18$, а *V. heureka* — тетраплоид с $2n=36$ (Fischer, 1981); подобно *V. anagallis-aquatica* и *V. catenata* *V. heureka* как бы замещает *V. scardica* в восточном направлении, и очень вероятно, что этот вид сформировался в результате интрогрессивной гибридизации *V. scardica* с *V. anagalloides* при доминировании в его генотипе генов *V. scardica*.

Более широкими листьями *V. heureka* легко отличается и от тетраплоидных видов *V. anagallis-aquatica* и *V. catenata*, у которых лишь нижние листья могут быть ланцетно-яйцевидными или даже яйцевидными, но верхние и средние

всегда ланцетные. Окраска венчика у *V. heureka* одноцветно синеватая, в то время как у *V. anagallis-aquatica* венчик светло-лиловатый с красновато-фиолетовыми жилками, а у *V. catenata* — светло-розовый с красноватыми жилками (следует, однако, иметь в виду, что у всех вероник этой группы могут встретиться полные или частичные альбиносы). *V. heureka* отличается от *V. anagallis-aquatica* также в среднем меньшими общими размерами (высота стебля у нее редко достигает 30 см, а у *V. anagallis-aquatica* нередко экземпляры до 80 см выс.) и немного более рыхлыми кистями, при плодах с почти горизонтально отклоненными от оси кисти цветоножками, а от *V. catenata* — менее рыхлыми кистями, более тонкими цветоножками, которые значительно (обычно в 2—3 раза) длиннее прицветников, и более мелкими (2.3—2.6, а не 2.8—3.3 мм в диам.) коробочками.

От также широколистного *V. scardica* *V. heureka* отличается сидячими и полустеблеобъемлющими средними и верхними стеблевыми листьями, в то время как у *V. scardica* или все листья короткочерешковые, как у *V. beccabunga*, или (чаще) только верхние листья сидячие, но с довольно узким, обычно клиновидным основанием. Иногда вследствие обкусывания скотом главного стебля у *V. heureka* зацветают столонообразные побеги, образующиеся у основания растения. Поскольку эти побеги несут короткочерешковые яйцевидные листья, особи *V. heureka* становятся внешне почти не отличимыми от *V. scardica*, однако кисти этого последнего вида всегда голые, а у *V. heureka* они покрыты хотя бы одиночными железистыми волосками.

Как мы уже упоминали, *V. heureka* распространен в Юго-Восточной Европе, Западном Казахстане, Средней Азии, на Кавказе, в восточной части Малой Азии, Иране, Афганистане и Ираке. В европейской части СССР по материалам Гербария БИНа он наиболее обычен в южных и юго-западных предгорьях Урала, в Среднем и Нижнем Поволжье (от юга Татарской АССР до Волгоградской обл.), на юге и востоке Воронежской обл. (особенно по Хопру), спорадически встречаясь также в Тамбовской, Курской (юг) и Брянской (только на отмелях р. Унечи у с. Лапотня б. Клинцовского округа) областях РСФСР и в Тернопольской (только окрестности Кременца), Киевской, Черниговской, Полтавской, Херсонской (Голая Пристань и Аскания-Нова) областях УССР. Встречается *V. heureka* и в Крыму (Карадаг, Скеля), где он подобно более обычному там *V. scardica* определялся коллекторами как *V. beccabunga* — вид, ошибочно приводившийся не только для Крыма, но и для юго-востока европейской части СССР, что уже было отмечено Еленевским (1974). По нашим наблюдениям в Хоперском заповеднике, он приручен не только к прирусловым песчаным отмелям Хопра, но и к болотистым местам у выхода грунтовых вод на склонах коренного берега р. Хопер и впадающих в его пойму оврагов.

Остается внести некоторые уточнения в морфологическую характеристику родственных *V. heureka* видов и в их распространение в пределах европейской части СССР. О *V. catenata* Pennell (= *V. aquatica* Bernh., non S. F. Gray; = *V. anagallidiformis* auct., non Boreau) А. Г. Еленевский (1969 : 74) пишет, что он имеет ареал, полностью совпадающий с ареалом *V. anagallis-aquatica*, связан с этим последним видом переходами и потому не заслуживает признания даже в качестве подвида. Однако просмотр материалов Гербария БИНа показывает, что ареалы этих видов далеко не совпадают. Если *V. anagallis-aquatica* обычен почти по всей европейской части СССР, то *V. catenata* отсутствует в большей части лесной зоны, за исключением побережья Балтийского моря, где он встречается на междюнных понижениях и болотистых местах за песчаными береговыми валами, и отмелей р. Оки между городами Калуга и Серпухов. Северо-западная граница основной части ареала этой вероники проходит через север Молдавии, Киев, Курск, Воронеж, Тамбов, Пензу, Ульяновск и Уфу, но и к юго-востоку от нее *V. catenata* встречается очень спорадически на солонцеватых лугах, окраинах болот и приречных отмелях, доходя на юге до устья Днепра, окрестностей Мелитополя и Астрахани. Кроме того, имеются еще изолированные местонахождения этого вида в Крыму близ Балаклавы, в горах под Ялтой («Кара-Голь») и в окрестностях Судака. В целом ареал *V. catenata* сходен с ареалами многих других слабоголофильных растений (например, *Alopecurus arundinaceus* Poir.), разделенными на северную — приморскую — и южную —

континентальную — части. Несмотря на одинаковое число хромосом ($2n=26$), *V. catenata* и *V. anagallis-aquatica* лишь очень редко гибридизируют друг с другом, образуя всегда стерильные гибриды. Очень рыхлые, почти всегда имеющие железистые волоски кисти с относительно короткими (обычно лишь немного длиннее прицветников), расставленными, при плодах почти горизонтально отклоненными от оси кисти цветоножками, более широкие (часто шире своей длины) коробочки, светло-розовые венчики цветков, относительно невысокие (редко до 50 см выс.) и обычно простые, часто красноватые стебли легко отличают *V. catenata* от всех форм *V. anagallis-aquatica*.

Борисова (1955 : 474) указывала *V. scardica* для «Бессарабского» района «Флоры СССР», и действительно в Гербарии БИНа имеются экземпляры этого вида из двух местонахождений в Молдавии: «Кодры, Оргеевский р-н, лес между селами Николаевка и Хирово, 8 IX 1949, А. Борисова» и «Глодянский р-н, сел. Домняска, дубовый лес в долине р. Прут, 17 VII 1961, Г. Дудукал». Кроме того, этот вид встречается в горном Крыму, где он обычно принимался за *V. beccabunga*. Указанная *V. scardica* для окрестностей Харькова (Карнаух, 1960 : 533), вероятно, была *V. heureka*. Яйцевидными листьями на коротких черешках *V. scardica* во всех фазах развития легко отличается от *V. anagallis-aquatica* и *V. catenata*. Для нее характерны также довольно длинные и рыхлые, обычно очередно расположенные кисти цветков, всегда лишенные железистых волосков, с почти горизонтально расположенными при плодах тонкими цветоножками. Обычно прямостоячий, (а не лежащий и укореняющийся в узлах) главный стебель, немясистые и клиновидно суженные в черешок средние и нижние листья, обычно сидячие верхние листья, более мелкие и менее вздутые коробочки отличают этот вид от *V. beccabunga*.

Значительно менее обособлен от *V. anagallis-aquatica* еще один вид этого рода — *V. lysimachioides*, указывающийся для Крыма Борисовой (1955) и другими авторами. Согласно Fischer (1981), принимающему его за подвид *V. anagallis-aquatica* subsp. *lysimachioides* (Boiss.) M. A. Fisch. (1981 : 154), для него характерны обычно высокие (60—150 см выс.) и очень толстые стебли с крупными (5—10 см дл.), всегда сидячими листьями, густые и многоцветковые (50—150 цветков), при плодах более или менее односторонние кисти всегда без железистых волосков, относительно короткие, при плодах косо вверх направленные цветоножки, длинные (2—4 мм дл.) столбики и обычно белые цветки. В Гербарии БИНа имеются 2 довольно типичных экземпляра *V. lysimachioides* из Крыма: «Ласпи, у ручья, 10 VI 1907, А. Криштофович» и «Мангуп-Кале, у источника, 17 VI 1922, С. Дзевановский», но, кроме того, имеются экземпляры *V. anagallis-aquatica*, несколько уклоняющиеся к *V. lysimachioides* и, вероятно, являющиеся результатом интрогрессивной гибридизации между этими видами.

Географическое распространение *V. anagalloides* в европейской части СССР указано Еленевским (1981 : 251) в основном правильно. Однако по материалу Гербария БИНа этот очень обособленный и спорадически распространенный вид встречается еще в «Заволжском р-не» «Флоры европейской части СССР»: «Оренбургская обл., в долине р. Бузулук, 15 VI 1914, Д. Янишевский» и в Крыму: «Байдарская долина, мокрое место у источника Фуски-Чокрак, 4 VI 1906, А. Криштофович», где он еще никем не отмечался. Популяции *V. anagalloides* с более обильным железистым опушением ошибочно принимались за отсутствующий в СССР вид *V. poljensis* Murb., который, по-видимому, является югославским эндемиком (Chrtek, Osbornová-Kosinová, 1981 : 425).

В Гербарии БИНа имеются еще оригинальные экземпляры *V. anagallis-aquatica* s. l. из трех местонахождений в Крыму («Oreanda, ad lacuum, 4 VI 1901, К. Golde»; «Керченский п-ов, в речке Мелет-Чесме, 17 VI 1905, Б. Клопотов; луга вдоль нижнего течения р. Биюк-Карасу, 4 VI 1924, М. Анисимова и Т. Цырина»), которые отличаются от обычных экземпляров этого вида сильно и растопыренно разветвленным стеблем, более узкими (линейно-ланцетными) листьями и более рыхлыми кистями с сильно отклоненными и почти прямыми цветоножками, а от *V. catenata* — сильно разветвленным зеленым стеблем, менее расставленными и более длинными (значительно длиннее прицветников) цветоножками, а также, по-видимому, иной окраской цветков. Из-за недостаточного хорошего качества этих образцов мы не вполне уверены в правильности

определения, но очень вероятно, что они принадлежат к еще плохо изученному виду *V. anagallidiformis* («*anagalliformis*») Boreau, более известному в Западной Европе под названием *V. anagallis-aquatica* subsp. *divaricata* Krösche (1912, Allgem. Bot. Zeitschr. 18 : 83). В других районах европейской части СССР мы таких экземпляров не видели. Следует отметить, что Крым вообще очень богат видами вероники из родства *V. anagallis-aquatica* (исключая *V. beccabunga*), которые заслуживают здесь более глубокого исследования.

ЛИТЕРАТУРА

Борисова А. Г. *Veronica* L. — В кн.: Флора СССР, т. 22. М.; Л.: Изд-во АН СССР, 1955, с. 329—500. — Висюлина О. Д. *Veronica* L. — В кн.: Визначник рослин України. Київ: Урожай, 1965, с. 596—603. — Еленевский А. Г. Систематика и география *Veronica anagallis-aquatica* L. s. l. — Бюл. МОИП, отд. бот., 1969, т. 74, вып. 2, с. 72—80. — Еленевский А. Г. *Veronica beccabunga* L. и ее подвиды. — Научн. докл. высш. школы, Биол. науки, 1971, № 11, с. 61—65. — Еленевский А. Г. Систематика и география вероник СССР и прилежащих стран. М.: Наука, 1978. 259 с. — Еленевский А. Г. *Veronica* L. — В кн.: Флора европейской части СССР, т. 5. Л.: Наука, 1981, с. 241—256. — Карнаух Е. Д. *Veronica* L. — В кн.: Флора УРСР, т. 9. Київ: Вyd-во АН УРСР, 1960, с. 476—539. — Черепанов С. К. Сосудистые растения СССР. Л.: Наука, 1981. 509 с. — Шалым М. С. *Caryophyllaceae*. — В кн.: Определитель высших растений Крыма. Л.: Наука, 1972, с. 428—435. — Chrtek J., Osbornová-Kosinová J. *Veronica* sect. *Beccabunga* in Egypt. — Folia Geobot. Phytotax., 1981, vol. 16, N 4, p. 423—437. — Fischer M. A. *Veronica* L. — In: Rechinger K. H. Flora Iranica, N 147, Graz: Akad. Druck- u. Verlagsanstalt, 1981, S. 52—165. — Walters S. M. *Silene* L. (partim). — In: Flora europaea, vol. 1. Cambridge. Univ. Press, 1964, p. 158—181. — Walters S. M., Webb D. A. *Veronica* L. — In: Flora europaea, vol. 3. Cambridge. Univ. press, 1972, p. 242—251.

Ботанический институт им. В. Л. Комарова АН СССР,
Ленинград.

Получено 12 XII 1983.

УДК 005.576.16/575.4/

Бот. журн., т. 69, № 9

Д. Курбанов

НОВИНКИ ФЛОРЫ КЮРЕНДАГА И ДРУГИХ НИЗКОГОРИЙ СЕВЕРО-ЗАПАДНОГО КОПЕТДАГА

D. K U R B A N O V. NEW FINDINGS IN THE FLORA OF KYURENDAGH AND OTHER
LOW-MOUNTAIN REGIONS OF NORTH-WEST KOPETDAGH

Приводятся сведения о флористических находках в Кюрендаге. В результате исследования флоры Кюрендага 4 вида найдены и описаны впервые, 1 вид является новым видом для флоры СССР, 1 растение оказалось новым видом для флоры Средней Азии, 2 — новые для флоры Туркмении, 75 видов указываются впервые для флоры Западно-Копетдагского флористического округа, а 99 видов в Кюрендаге найдены впервые. Кроме того, для флоры Кюрендага найдены еще 11 видов сорняков, которые ранее для этого региона никем не обнаружены.

Основная часть новинок флоры Кюрендага сосредоточена в поясах полынно-солянковых пустынь и нагорных ксерофитов, а количество новинок в группировках арчевников незначительно. Из Кюрендага собрано также 6 видов листостебельных мхов, которые тоже являются новыми видами для этого региона.

Хр. Кюрендаг является крайним северо-западным отрогом западных цепей Копетдага, непосредственно продолжающим на западе внешнюю (северную) цепь Копетдаг-Хорасанских гор в пределах СССР. С севера Кюрендаг обращен в пустыню Каракумы. Отделенный от Кюрендага небольшим Малобалханским (или Кюрендагским) коридором, к северо-западу от него находится небольшой изолированный горный массив хр. Малые Балханы (достигающий 800 м над ур. м.). В свою очередь он отграничен Балханским коридором от высокого и еще более изолированного массива гор Большие Балханы (с самой высокой вершиной 1880 м над ур. м.).

От г. Кизиларват Кюрендаг тянется к северо-западу примерно на 80 км, а от станции Казанджик к юго-западу прослеживается более чем на 100 км. Наиболее высокая точка хребта находится в юго-восточной части несколько изолированного и заметно выделяющегося на общем фоне низкогорий массива, который называется Кюрен. Здесь, восточнее родника Даната, высоты достигают 969 м над

ур. м. Южнее находится еще один массив более возвышенных низкогорий, иногда называемый хр. Карагез.

Примыкая к юго-восточной части Кюрендага, расположен хр. Эзетдаг, состоящий из известковисто-мергелистых сильно загипсованных глин, с небольшой примесью сарматских отложений и достигающий высоты 1006 м над ур. м. Восточнее Эзетдага в передовой цепи тянутся хребты Бахчаньдагы, Параундагы, Тргойдыр, образованные известняками готтерива и баррема, а их юго-западные части сложены более молодыми меловыми отложениями, а также палеоген-неогеновыми глинами.

Далее к юго-востоку расположена обширная низкогорная и среднегорная страна западных отрогов Копетдага. Здесь к юго-западу от пос. Ходжакала возвышается гора Тргой из верхнемеловых глинистых отложений и достигающая высоты 635 м над ур. м.

Собственно Кюрендаг сложен третичными морскими отложениями — известняками, вздымающимися среди песчаников и рыхлых черных и синевато-черных мергелистых глин, сильно загипсованных и засоленных. В ущельях и у подножий гор развиты лёссовидные глины и галечники четвертичного возраста. Территория Кюрендага почти безводна, родников очень мало, климат пустынный, однако вершины все же получают дополнительное увлажнение, что позволяет расти деревьям и кустарникам (*Juniperus turcomanica* В. Fedtsch., *Salix acmophylla* Boiss., *Populus euphratica* Olivier, *Berberis integerrima* Bunge, *Cerasus microcarpa* (С. А. Mey.) Boiss., *C. pseudoprostrata* Pojark., *Acer turcomanicum* Pojark., *Rhamnus sintenisii* Rech. fil., *Punica granatum* L., *Amygdalus communis* L., *Paliurus spina-christi* Mill., *Colutea gracilis* Freyn et Sint. и др.).

Почвы развиты крайне фрагментарно, небольшими пятнами среди щебнистых, грубоскелетных субстратов скальных обнажений и выходов материнских пород.

Несмотря на небольшую высоту хребта, поясность растительности выражена достаточно отчетливо и легко выделяются по крайней мере 3 пояса.

1. Пояс полынно-соляковых пустынь, от 0 до 300 м над ур. м., где на палеогенных и неогенных глинах и мелкощебенчато-сероземных почвах господствуют *Salsola aucheri* (Moq.) Bunge ex Iljin, *S. arbuscula* Pall., *S. arbusculiformis* Drob., *S. richteri* (Moq.) Kar. ex Litv., *S. botschantzevii* Kurbanov, *S. orientalis* S. G. Gmel., *Halothamnus turcomanicus* Botsch., *H. hispidulus* (Bunge) Botsch., *H. glaucus* (Bieb.) Botsch., *Homalodiscus ochradeni* (Boiss.) Boiss., *Haloxylon aphyllum* (Minkw.) Iljin, *Anabasis brachiata* Fisch. et C. А. Mey. ex Kar. et Kir., *Artemisia kopetdaghensis* Krasch. ex Poljak., *A. badhysi* Krasch. et Lincz. ex Poljak., *A. deserti* Krasch., *A. gypsacea* Krasch., М. Pop. et Lincz. ex Poljak., *A. ciniformis* Krasch. et М. Pop. ex Poljak., а также *Reaumuria fruticosa* Bunge, *R. oxiana* (Ledeb.) Boiss. и *Atraphaxis spinosa* L. На участках с бывшим огипсованием почв единично растут также *Zygophyllum atriplicoides* Fisch. et C. А. Mey., а на солончаковых участках — *Halocnemum strobilaceum* (Pall.) Bieb., *Kalidium caspicum* (L.) Ung.-Sternb., *Halostachys belangerana* (Moq.) Botsch. Сухие русла ручьев иногда заняты зарослями *Tamarix passerinoides* Delile ex Desv., *T. litwinowii* Gorschk., *T. elongata* Ledeb., *T. aralensis* Bunge., *T. androssowii* Litv., *T. meyeri* Boiss., *T. korolkowii* Regel et Schmalh. и др.

2. Пояс нагорных ксерофитов, или высокие предгорья (шибляк), занимает высоту от 350 до 650 м над ур. м. и в основном сложен типичнейшими видами шибляка: *Paliurus spina-christi*, *Punica granatum*, *Ficus carica* L., *Amygdalus communis*, *Cercis griffithii* Boiss., а также группировками шибляка, в которых заметное участие принимают *Cotoneaster nummularioides* Poljak., *Cerasus microcarpa* (С. А. Mey.) Boiss., *Rhamnus sintenisii*, *Colutea gracilis*, *Aethionema transhyrcanum* (Czerniak.) N. Busch. *Moriera spinosa* Boiss., *Hymenocrater bituminosus* Fisch. et C. А. Mey., *Stachys turcomanica* Trautv., *Acanthophyllum liliacinum* Schischk.

Разнообразен и нижний ярус шибляка, где чаще всего встречаются *Stipa hohenerackerana* Trin. et Rupr., *Poa bulbosa* L., *Astragalus globiceps* Bunge, *A. spinescens* Bunge, *A. nephtonensis* Freyn, *A. sericopetalus* Trautv., *Ferula oopoda* (Boiss. et Buhse) Boiss., *F. plurivittata* Korov., *Zosima orientalis* Hoffm., *Dorema hyrcanum* K.-Pol., *Codonocephalum paecockianum* Aitch. et Hemsl. и др.

Несмотря на небольшие высоты вершин и сухость склонов, в составе шибляка встречаются 3 очень интересных вида папоротников, которые приурочены к влажным каменистым склонам — *Anogramma leptophylla* (L.) Link., к выходам временных водотоков — *Adiantum capillus-veneris* L. и к трещинам в скалах — *Ceterach officinarum* Willd.

3. Привершинные участки высоких хребтов заняты арчевыми редколесьями из арчи туркменской *Juniperus turcomanica*.

Существуя на различных типах местообитаний (осыпно-щебнистые склоны, россыпи, известняки, а также на выходах пестроцветных глин), *J. turcomanica* образует типичные группировки на высотах от 250 до 970 м над ур. м. и приурочена чаще всего к северным, северо-восточным и юго-западным склонам. В отличие от других вариантов арчевников Средней Азии в Кюрендаге и соседних хребтах встречается особый тип — пестроцветные арчевники, где сопутствующими видами выступают типичные растения пестроцветных низкогорий: *Zygophyllum atriplicoides*, *Halothamnus subaphyllus* (C. A. Mey.) Botsch., *Scrophularia kjurendaghi* Botsch. et Kurbanov, *Salsola arbusculiformis*, *Homalodiscus ochradeni*, *Jurinea antonowii* C. Winkl., *J. sintenisii* Bornm. и др. Следует также отметить, что типичный представитель плакорной пустыни — *Haloxylon aphyllum* (Minkw.) Plj. — как в Большом и Малом Балханах, так и в Кюрендаге поднимается высоко в горы и там образует сообщества с арчей туркменской. Кроме того, в некоторых урочищах (Тайтыовлак и Узунсу) в арчевниках иногда встречаются представители гидрофильных группировок крупнотравной полусаванновой растительности *Erianthus ravennae* (L.) Beauv., а также реликтовый дериват тугайных группировок *Malacocarpus crithmifolius* (Retz.) C. A. Mey. В Кюрендаге в группировках шибляка и арчи синюзия листостебельных мхов представлена следующими видами: *Encalypta vulgaris* Hedw., *Amphidium mongectii* (B. S. G.) Schimp., *Funaria hygrometrica* Hedw., *Grimmia pulvinata* (Hedw.) Sm., *G. plagiopoda* Hedw., *Tortula desertorum* Brath.,¹ которые растут у выходов родников, а также под кустарниками и деревьями. В верхней части гор в арчевниках появляются такие петрофитные виды, как *Acer turcomanicum*, *Berberis integerrima*, *Ephedra botschantzevii* Pachom., *Rhamnus sintenisii*, *Artemisia turcomanica* Gand., *Thymus transcaspicus* Klok., *Astragalus pulvinatus* Bunge, *Hyoscyamus turcomanicus* Pojark., а под пологом арчи и некоторых других кустарников ютятся *Valeriana ficariifolia* Boiss., *Arum jacquemontii* Blume, *Hyacinthus litwinowii* Czerniak., *Muscari leucostomum* Woronow ex Czerniak.

Флору и растительность Кюрендага изучали многие ботаники (Черняковская 1924, 1925, 1927, 1930; Пятаева, 1956; Гудкова и др., 1982). Работы Е. Г. Черняковской и А. Д. Пятаевой были посвящены отдельным частям Кюрендага, но, к сожалению, ни в одной из них флора и растительность этого региона полностью отражены не были. Поэтому с целью более подробного изучения флоры и растительности Кюрендага мы в течение нескольких лет (1975—1982 гг.) провели маршрутно-экспедиционные исследования, в результате чего был собран большой гербарий, на основании которого составлен список новинок флоры этого региона.

Наши сборы в Кюрендаге значительно дополняют список прежних исследователей. Часть видов найдена и описана впервые, ряд из них являются новыми для флоры СССР, Средней Азии, для флоры Туркмении, многие для Западно-Копетдагского флористического округа, а также для флоры Кюрендага. Следует также отметить, что в Кюрендаге обнаружены новые местонахождения многих редких, эндемичных, исчезающих видов. Сейчас флора этого района уже насчитывает свыше 900 видов сосудистых растений.

Новые для науки виды

Salsola botschantzevii Kurbanov (Бочанцев и др., 1983). В урочищах Искандер, Джекирдкли и Кызылчешме, в группировках полынно-солянковых пус-

¹ Мхи определены О. М. Афоной (БИН им. В. Л. Комарова АН СССР) и В. А. Маняном (Институт ботаники АН АрмССР), за что выражаю им искреннюю благодарность.

тынь и шиблияка, на выходах пестроцветных глин, а также на каменистых склонах. Узкий эндемик Кюрендага.

Erysimum kerbabaevii Kurbanov et Gudkova (Бочанцев и др., 1983). Распространен в Центральном и Западном Копетдаге, а в Кюрендаге — в урочищах Секизхан, Парау, Искандер и Узунсу, на осыпно-щебнистых склонах в группировках шиблияка. Ареал западно-копетдагский.

Reaumuria botschantzevii Zucker. et Kurbanov (Цукерваник, 1982). В урочищах Акоба, Искандер и Кызыларват, на выходах пестроцветных глин, в группировках полынно-солянковых пустынь и шиблияке. Эндемичный вид Кюрендага.

Scrophularia kjurendaghi Botsch. et Kurbanov (Бочанцев и др., 1983). В урочище Джекирдеккли, на мелкоземисто-щебнистых склонах, в арчевниках и шиблияке. Узкий эндемик Кюрендага.

Новые виды для флоры СССР

Cephalorhynchus brassicifolius (Boiss.) Tuisl. В Кюрендаге собран только в урочище Трой, на выходах пестроцветных пород, встречается вместе с *Cleome turkmena* Bobr. и *Seseli criocephalum* (Pall. ex Spreng.) Schischk. В группировках шиблияка и в арчевниках. Ареал североиранско-кюрендагский.

Новые виды для флоры Средней Азии

Peltariopsis planisiliqua (Boiss.) N. Busch. Собран неизвестным коллектором в районе с. Терсакан на каменистых склонах, приурочен к шиблиякам. Ареал атропотанско-кюрендагский. Растение до 30 см выс., прикорневые листья лопатчатые, на узком черешке.

Новые виды для флоры Туркмении

Paracaryum glochidiatum (Bunge) H. Riedl. В урочище Темендере, в 1 км юго-западнее скважины Темень, на выходах пестроцветных глин, в группировках полынно-солянковых пустынь и нижнего пояса шиблияка. Ареал иранский (дизъюнктивный).

Crucianella chorostachys Fisch. et C. A. Mey. В урочищах Даната, Барсличай и Тайтыовлак, на выходах пестроцветных глин в группировках полынно-солянковых пустынь. Ареал восточно-средиземноморский.

Новые виды для Западно-Копетдагского флористического округа, не вошедшие в сводки И. А. Линчевского (1935) и Е. П. Гудковой и др. (1982)

Ephedra botschantzevii Rachom. На горе Кюрен, на каменистых склонах, в арчевниках. Ареал горно-среднеазиатский (дизъюнктивный).

Potamogeton perfoliatus L. Только в водохранилище Бекибент. Ареал плюри-региональный.

Elytrigia elongata (Host) Nevski. В Кюрендаге в урочище Джекирдеккли, второе местонахождение в Туркмении, на выходе родника в группировках шиблияка. Ареал европейско-восточносредиземноморский.

E. elongatifomis (Drob.) Nevski. В урочище Джекирдеккли, второе местонахождение в Туркмении, на глинистых склонах, в группировках нижнего пояса шиблияка. Ареал европейско-древнесредиземноморский.

Triticum aestivum L. Вид в районе не возделывался. Найдено всего одно растение в урочище Ортагос, на мелкоземисто-глинистых склонах, в группировках полынно-солянковых пустынь. Ареал восточно-средиземноморский.

Scirpus hippolyti V. Krecz. В окрестностях родников «Зеленая долина», Обой, Темендере, Байрамдурды, Довлетяр, на влажных глинистых склонах, в гидрофильных вариантах шиблияка. Ареал восточно-средиземноморский.

Juncellus rannonicus (Jacq.) Clarke. В урочище Барсличай в окрестностях небольших родников, на влажных глинистых склонах, в группировках гидрофильных вариантов шиблияка. Ареал голарктический.

Eminium lehmannii (Bunge) O. Kuntz. В урочище Узунсу, на мелкоземисто-лессовых склонах, в группировках полынно-солянковых пустынь. Ареал туранский.

Asparagus pachyrrhizus Ivanova ex Vlassova. В урочищах Искандер, Узунсу и Бки, на мелкоземисто-лессовых склонах, в группировках полынно-солянковых пустынь. Ареал западно-копетдагский.

Allium fibrosum Regel. В урочищах «Зеленая долина» и Дузлычай, растет на мелкоземисто-лессовых склонах, в нижнем поясе полынно-солянковых пустынь. Ареал ирано-южнотуранский.

Thesium kotschyannum Boiss. В урочище Секизхан, на мелкоземисто-щебнистых склонах, в нижнем поясе шибляка. Ареал ирано-копетдагский.

Bassia hyssopifolia (Pall.) O. Kuntze. В окрестностях родника Ягыт, на глинистых склонах, в группировках шибляка. Голарктический сорняк.

Suaeda heterophylla (Kar. et Kir.) Bunge. В урочище Дузлычай на мокрых солончаках в группировках полынно-солянковых пустынь. Ареал европейско-восточносредиземноморско-центральноазиатский.

Salsola aperta Pauls. Только в урочище Дузлычай, на разбитых песках в группировках полынно-солянковых пустынь. Ареал туранско-джунгарский.

S. praecox Litv. В урочище Дузлычай, в группировках полынно-солянковых пустынь, на мелкоземисто-лессовых склонах. Ареал понтическо-иранотуранско-центральноазиатский.

Aizoon hispanicum L. В урочище Аюба, на засоленных глинистых склонах, в группировках полынно-солянковых пустынь. Ареал древнесредиземноморский.

Silene nana Kar. et Kit. В урочищах Узунсу, Искандер, Темендере, Нарпызлы Трой, на мелкоземисто-осыпных склонах, в группировках шибляка. Ареал ирано-среднеазиатский.

Acanthophyllum elatius Bunge. В урочище Кизилджабаир, на разбитых песчаных склонах, в группировках полынно-солянковых пустынь. Ареал южно-туранский.

Isatis arnoldiana N. Busch. В урочище Искандер, на глинистых склонах, в группировках полынно-солянковых пустынь. Ареал туранский.

Strigosella brevipes (Bunge) Botsch. Только в урочище Дузлычай, на глинистых склонах, в группировках полынно-солянковых пустынь. Ареал среднеазиатский.

Camelina sylvestris Wallr. В урочище Секизхан, только на мелкоземисто-лессовых склонах, в группировках полынно-солянковых пустынь. Ареал голарктический.

Astragalus ammophilus Kar. et Kir. В урочищах «Зеленая долина», Узунсу, на мелкоземисто-лессовых склонах в группировках полынно-солянковых пустынь. Ареал восточно-средиземноморский.

A. harpilobus Kar. et Kir. В урочищах Даната и Обой, на мелкоземисто-лессовых склонах, в группировках полынно-солянковых пустынь. Ареал восточно-средиземноморско-сахаро-арабийский.

A. turcomanicus Bunge. Только в урочище Темендере на каменистых склонах, в группировках шибляка. Ареал восточно-гирканский.

A. transcaspicus Freyn. В урочищах «Зеленая долина», Темендере, на каменисто-щебнистых склонах, в группировках шибляка. Ареал восточно-гирканский.

A. rubrifolius V. V. Nikit. ex Kovalevsk. В урочищах Даната, Барсличай, Искандер, на мелкоземисто-лессовых склонах в группировках полынно-солянковых пустынь. Ареал западнокопетдагско-хорасанский.

Halimodendron halodendron (Pall.) Voss. В урочищах Даната, Барсличай, Джекирдкли, Искандер, на мелкоземисто-глинистых склонах, в группировках полынно-солянковых пустынь и шибляка. Ареал ирано-туранский.

Zygophyllum miniatum Cham. et Schlecht. В урочищах Дузлычай, Искандер, Трой на выходах пестроцветных глин, в группировках полынно-солянковых пустынь и шибляка. Ареал среднецентрально-азиатский.

Z. oxianum Boriss. В урочищах Юлмауи, Дузлычай, на засоленных мелко-

земисто-лессовых склонах в группировках полынно-солянковых пустынь. Ареал туранский.

Alcea nikitinii Iljin. Только в урочище Джекирдкли, на влажных глинистых склонах в группировках шибляка. Копетдагский эндемик.

Tamarix passerinoides Delile ex Desv. Только в урочище Дузлычай, на засоленных глинистых склонах, в группировках полынно-солянковых пустынь. Ареал восточносредиземноморско-сахаро-аравийский.

Epilobium minutiflorum Hausskn. Только в урочище Темендере, на влажных глинистых склонах, в русле родника Темень в гидрофильных вариантах полынно-солянковых пустынь. Ареал восточно-средиземноморский.

Bunium fedtschenkoanum Когов. ex R. Кам. В урочище Тргой, на выходах пестроцветных глин, в группировках полынно-солянковых пустынь. Ареал западно-копетдагский.

Pimpinella puberula (DC.) Boiss. В урочище Даната, на влажных склонах пестроцветных глин, в группировках нижнего пояса полынно-солянковых пустынь. Ареал ирано-туранский.

Seseli jomuticum Schischk. В урочищах Барсличай, Обой, «Зеленая долина», Тайтыовлак, на влажных глинистых склонах в окрестностях родников, в группировках полынно-солянковых пустынь. Ареал западнокопетдагско-прикаспийский.

Limonium meyeri (Boiss.) O. Kuntze. В урочище Терсакан, в окрестностях небольших засоленных родников, в группировках полынно-солянковых пустынь. Ареал южноевропейско-восточносредиземноморский.

Psylliostachys suworowii (Regel) Roshk. В урочищах Темендере, «Зеленая долина», Обой, Нарпызлы, на засоленно-глинистых склонах, в группировках полынно-солянковых пустынь. Ареал ирано-туранский.

Centaurium uliginosum (Waldst. et Kit.) G. Beck ex Ronn. В окрестностях родника Барсли, в гидрофильных вариантах группировок шибляка. Ареал понтичеко-восточносредиземноморский.

Convolvulus erinaceus Ledeb. В урочище Кизилджабаир, только на разбитых песках в группировках полынно-солянковых пустынь. Ареал ирано-туранский.

C. hamadae (Vved.) V. Petrov. В урочище Юлмакуи, на склонах засоленных песков, в группировках полынно-солянковых пустынь. Ареал ирано-южнотуранский.

Cuscuta kotschyana Boiss. В урочище Дузлычай, паразитирует на *Matthiola farinosa* Bunge и *Artemisia lobulifolia* Boiss. Ареал европейско-древнесредиземноморский.

Heliotropium turcomanicum M. Pop. et Когов. Только в урочище Байрамдурды, на мелкоземисто-глинистых склонах, в группировках шибляка. Ареал ирано-южнотуранский.

H. chorassanicum Bunge. В урочищах Байрамдурды, Дузлычай, Даната, Барсличай, Узунсу, Искандер, Бки, Тргой, на мелкоземисто-глинистых склонах, в группировках полынно-солянковых пустынь. Ареал копетдагско-хорасанский.

H. lasiocarpum Fisch. et C. A. Mey. В урочищах «Зеленая долина», Темендере, в группировках шибляка, на мелкоземисто-лессовых склонах. Ареал ирано-туранский.

Rindera tetraspis Pall. (= *R. cyclodonta* Bunge). В урочищах Маргыз и Тргой, на выходах пестроцветных глин, в группировках шибляка и арчевниках. Ареал понтичеко-восточносредиземноморский.

Argusia sogdiana (Bunge) Czer. В урочище Кизилджабаир, на склонах разбитых песков, в группировках полынно-солянковых пустынь. Ареал туранский.

Lappula spinocarpus (Forssk.) Aschers. ex O. Kuntze. В урочищах «Казанджикские горы», Барсличай, Узунсу, Темендере, на каменисто-щебнистых склонах в группировках полынно-солянковых пустынь и шибляка. Ареал древнесредиземноморский.

L. microcarpa (Ledeb.) Guerke. В урочище Даната, на глинистых склонах, в группировках полынно-солянковых пустынь. Ареал палеарктический.

Heterocaryum rigidum A. DC. В урочищах Темендере, Нарпызлы, на мелкоземисто-щебнистых склонах, в группировках полынно-солянковых пустынь. Ареал ирано-туранский.

Nonea melanocarpa Boiss. В урочищах Тргой, Обой, Узунсу, «Зеленая долина», Маргыз, на выходах пестроцветных глин, в группировках полынно-солянковых пустынь. Ареал восточно-средиземноморский.

Arnebia baldshuanica (Lipsky) Schischk. ex Nevski(= *A. grandiflora* (Trautv.) M. Pop.). В урочище Искандер, на глинистых склонах, в группировках полынно-солянковых пустынь. Ареал среднеазиатский.

Scutellaria luteo-coerulea Bornm. В урочище Тргой, на выходах пестроцветных глин, в группировках шибляка. Ареал копетдагско-хорасанский.

Thuspeinantha persica (Boiss.) Briq. В урочище Темендере, на мелкоземисто-лессовых склонах, в группировках полынно-солянковых пустынь. Ареал ирано-туранский.

Salvia chloroleuca Rech. fil. et Aell. В урочищах Маргыз и Барсличай, на мелкоземисто-щебнистых склонах, в группировках шибляка. Ареал восточно-средиземноморский.

Hyoscyamus kopetdaghi Pojark. Только в урочище Даната, на глинистых склонах, в группировках шибляка. Ареал копетдагско-хорасанский.

Verbascum cheiranthifolium Boiss. В урочище Тайтыовлак, на влажных щебнисто-лессовых склонах, в гидрофильных вариантах группировок полусаванн. Ареал восточно-средиземноморский.

Veronica turkmenorum B. Fedtsch. ex Boriss. Только у выхода родника Секизхан, в группировках гидрофильных вариантов шибляка, на каменистых склонах. Копетдагский эндемичный вид.

Leptunis trichodes (J. Gay) Schischk. В урочищах Темендере, Искандер, Маргыз и Тргой, на выходах пестроцветных глин, в группировках полынно-солянковых пустынь. Ареал ирано-туранский.

Asperula balchanica Bobr. Только в урочище Обой, на выходах пестроцветных глин, в группировках полынно-солянковых пустынь и шибляка. Ареал балханокюрендагский.

A. turcomanica Pobed. В урочищах Обой и «Зеленая долина», на выходах пестроцветных глин, в группировках полынно-солянковых пустынь и шибляка. Ареал западно-копетдагский.

Chamaederon oligocephalus Schrenk. В урочищах Обой и Тргой, на засоленно-глинистых склонах, в группировках полынно-солянковых пустынь и арчевниках. Ареал древнесредиземноморский.

Artemisia badghysi Krasch. et Linz. ex Poljak. По всему Кюрендагу, на мелкоземисто-глинистых и каменистых склонах, в группировках полынно-солянковых пустынь. Ареал копетдагско-хорасанский.

A. lobulifolia Boiss. В урочищах Дузлычай, Юлмакуи, Черкезлибурун, на мелкоземисто-щебнистых склонах, в группировках полынно-солянковых пустынь. Ареал южно-туранский.

A. dumosa Poljak. В урочище Кизилджабаир, на мелкоземисто-глинистых склонах, в группировках полынно-солянковых пустынь. Ареал копетдагско-хорасанский.

Siebera nana (DC.) Bornm. В урочище Тргой, на выходах пестроцветных глин, в группировках полынно-солянковых пустынь. Ареал восточно-средиземноморский.

Cousinia prolifera Jaub. et Spach (= *C. minuta* Boiss.). В урочище Секизхан, на мелкоземисто-глинистых склонах, в группировках полынно-солянковых пустынь. Ареал ирано-туранский.

C. erectispina Tscherneva. В урочище Юлмакуи, на мелкоземисто-лессовых склонах, в группировках полынно-солянковых пустынь. Ареал южно-туранский.

Carduus nikitinii Tamamsch. В урочище Темендере, на глинистых склонах, в группировках полынно-солянковых пустынь. Ареал копетдагско-хорасанский.

Cirsum ochrolepidum Juz. В окрестностях родников Довлетяр и Егшем на влажных склонах, в группировках полынно-солянковых пустынь. Ареал копетдагско-горносреднеазиатский.

Zoegea baldshuanica C. Winkl. Только в урочище Тайтыовлак, на лёссово-глинистых склонах, в группировках шибляка. Ареал южнопамироалайско-копетдагский.

Amberboa amberboi (L.) Tzvel. По всему Кюрендагу, на выходах пестроцветных глин, в группировках полынно-солянковых пустынь. Ареал циркумгирканский.

Koelpinia macrantha C. Winkl. Только в урочище Аюба, на глинистых склонах, в группировках полынно-солянковых пустынь. Ареал южнопамироалайско-иранотуранский.

Epilasia mirabilis Lipsch. В урочище Дузлычай, на выходах пестроцветных глин, в группировках полынно-солянковых пустынь. Ареал копетдагско-памироалайский.

Taraxacum bessarabicum (Hornem.) Hand.-Mazz. У родника Секизхан, на влажных глинистых склонах, в нижнем поясе шибляка. Ареал европейско-древнесредиземноморский.

T. androssovii Schischk. В урочище Даната, на каменисто-щебнистых склонах, в группировках шибляка. Ареал копетдагский.

Rhabdotheca korovinii (M. Pop.) Kirp. Только в урочище Кизилджабаир, на разбитых песках, в группировках полынно-солянковых пустынь. Ареал туранский(пустынный).

Lactuca glausiifolia Boiss. В урочищах Темендере, Обой, «Зеленая долина», Искандер, Тргой, на выходах пестроцветных глин, в группировках полынно-солянковых пустынь. Ареал иранский (дизъюнктивный).

Crepis turcomanica Krasch. В урочищах Темендере, Обой, на глинисто-щебнистых склонах, в группировках шибляка. Ареал копетдагский.

Новые виды для флоры Кюрендага

К этой группе относятся те виды, которые не указаны для этого района во «Флоре СССР» (1933—1960), «Флоре Туркмении» (1932—1964), «Определителе растений Средней Азии» (1968—1983), «Определителе растений Туркменистана» (1978—1980), а также в других сводках, касающихся флоры Кюрендага. Эти виды следующие: *Anogramma leptophylla* (L.) Link.,² *Hordeum geniculatum* All., *Parapholis incurva* (L.) C. E. Hubb., *Gaudinopsis macra* (Bieb.) Eig., *Calamagrostis pseudophragmites* (Hall. fil.) Koel., *Poa trivialis* L., *Sclerochloa dura* (L.) Beauv., *Arundo donax* L., *Aristida heymanii* Regel (= *A. adscensionis* auct.), *Bolboschoenus planiculmis* (Fr. Schmidt) Egor., *Schoenus nigricans* L., *Juncus turkestanicus* V. Krecz. et Gontsch., *Tulipa sogdiana* Bunge, *Muscari leucostomum* Woronow ex Czerniak., *Allium scabriscapum* Boiss. et Kotschy, *A. kopetdagense* Vved., *Juno kopetdagensis* Vved., *Rumex conglomeratus* Murr., *R. halacsyi* Rech., *Polygonum acetosum* Bieb., *P. inflexum* Kom., *P. convolvulus* L., *Ceratoides papposa* Botsch. et Ikonn., *Londesia eriantha* Fisch. et Mey., *Kochia prostrata* (L.) Schrad., *K. odontoptera* Schrenk, *Agriophyllum latifolium* Fisch. et Mey., *Petrosimonia sibirica* (Pall.) Bunge, *Halimocnemis longifolia* Bunge, *Halotis pilifera* (Moq.) Botsch., *Silene cyri* Schischk., *Gypsophila heteropoda* Freyn et Sint., *Veleziarigida* L., *Delphinium semibarbatum* Bien. ex Boiss., *Consolida stocksiana* (Boiss.) Nevski, *Clematis ispahanica* Boiss., *Batrachium pachycaulum* Nevski, *Thalictrum sultabadense* Stapf, *Adonis aestivalis* L., *Glaucium corniculatum* (L.) J. Rudolph, *Fumaria micrantha* Lag., *F. vaillantii* Loisel., *Cleome turkmena* Bobr., *Drabopsis nuda* (Belenger) Stapf, *Erysimum ischnostylum* Freyn et Sint., *Isatis emarginata* Kar. et Kir., *Cryptospora falcata* Kar. et Kir., *Matthiola chenopodiifolia* Fisch. et Mey., *Chorispora tenella* (Pall.) DC., *Alyssum parviflorum* Bieb., *Conringia clavata* Boiss., *Neslia apiculata* Fisch. et Mey., *Camelia rumelica* Velen., *Cotoneaster discolor* Pojark., *Poterium polygamum* Waldst. et Kit., *Amygdalus communis* L., *Cercis driffithii* Boiss., *Astragalus campylotrichus* Bunge, *A. globiceps* Bunge, *Onobrychis micrantha* Schrenk, *O. pulchella* Schrenk, *Geranium pusillum* L., *Tetradiclis tenella* (Ehrenb.) Litv., *Chrozophora gracilis* Fisch. et Mey. ex Ledeb., *Ch.*

² Наиболее важные для района находки подчеркнуты.

obliqua (Vahl.) Adr. Juss. ex Spreng., *Euphorbia densa* Schrenk., *E. seguierana* Neck., *E. consanguinea* Schrenk., *E. cheirolepis* Fisch. et Mey. ex Ledeb., *Acer turcomanicum* Pojark., *Malva iljinii* I. Riedl (= *M. leiocarpa* Iljin), *Hypericum perforatum* L., *Frankenia pulverulenta* L., *Tamarix meyeri* Boiss., *Viola karakalensis* Klok., *Elaeagnus orientalis* L., *Punica granatum* L., *Torilis nodosa* (L.) Gaertn., *Prangos latiloba* Korov., *Korshinskya kopetdaghensis* (Korov.) M. Pimen. et Kljukov, *Acantholimon gaudanense* Czerniak., *A. erinaceum* (Jaub. et Spach) Lincz., *Centaurium meyeri* (Bunge) Druce, *C. erythraea* Rafn (= *C. umbellatum* Gilib.), *Trachomitum scarbrum* (Russan.) Pobed., *Lappula sessiliflora* (Boiss.) Guerke, *L. ceratophora* (M. Pop.) M. Pop., *Arnebia transcaspica* M. Pop., *Rochelia retorta* (Pall.) Lipsky, *Lycium kopetdaghi* Pojark., *L. ruthenicum* Murr., *Hyoscyamus kopetdaghi* Pojark., *Linaria turcomanica* Kuprian., *Crucianella gilanica* Trin., *Galium tenuissimum* Bieb., *Scabiosa rotata* Bieb., *S. micrantha* Desf., *Lachophyllum gossypinum* Bunge, *Onopordum leptolepis* DC., *Carthamus oxyacanthus* Bieb., *Crepis kotschyana* (Boiss.) Boiss. Кроме того, в Кюрендаге найдены еще 11 видов сорных растений, которые ранее в районе не отмечались: *Amaranthus blitoides* S. Wats., *Goldbachia laevigata* (Bieb.) DC., *Hymenolobus procumbens* (L.) Fourr., *Capsella bursa-pastoris* (L.) Medik., *Rapistrum rugosum* (L.) All., *Sisymbrium septulatum* DC., *Asperugo procumbens* L., *Myosotis refracta* Boiss., *Veronica oxycarpa* Boiss., *Lactuca altaica* Fisch. et Mey., *Filago pyramidata* L.

Таким образом, из общего числа сосудистых растений, слагающих флору Кюрендага, 4 вида найдены и описаны впервые, 1 вид является новым для флоры СССР, 1 — для флоры Средней Азии, 2 — для флоры Туркмении, 75 впервые указываются для флоры Западно-Копетдагского флористического округа, 99 впервые найдены в Кюрендаге и низкогорьях.

Основная часть новинок флоры Кюрендага сосредоточена в поясах полынно-соляных пустынь и нагорных ксерофитов (шибляка).

Кроме того, при изучении флоры и растительности Кюрендага были собраны 6 видов листостебельных мхов: *Encalypta vulgaris*, *Amphidium mongectii*, *Funaria hygrometrica*, *Grimmia pulvinata*, *G. plagiopoda*, *Tortula desertorum*, которые тоже являются новыми видами для этого региона.

Гербарный материал по новинкам флоры Кюрендага хранится в гербариях Ботанического института им. В. Л. Комарова АН СССР (LE) и Института ботаники АН Туркменской ССР (ASH).

ЛИТЕРАТУРА

- Бочанцев В. П., Курбанов Д. К., Гудкова Е. П. Три новых вида растений из Туркмении. — Бот. журн., 1983, т. 68, № 2, с. 236—238. — Гудкова Е. П., Сейфуллин Э. М., Чопанов П. Ч. Конспект флоры Западного Копетдага. — В кн.: Природа Западного Копетдага. Ашхабад: Ылым, 1982, с. 38—119. — Линчевский И. А. Растительность Западного Копетдага. — В кн.: Растительные ресурсы Туркменской ССР, т. 1, Л.: Изд-во ВАСХНИЛ им. В. И. Ленина, Лен. фил., 1935, с. 15—78. — Определитель растений Средней Азии. Тт. 1—7. Ташкент: Фан, 1968—1983. — Определитель растений Туркменистана. Тт. 1—11. Ашхабад: Ылым, 1978—1980. — Пятаева А. Д. Растительность хребта Кюрен-Даг. — Тр. Среднеаз. унив., 1956, вып. 86, с. 9—75. — Флора СССР, Тт. 1—30. М.; Л.: Изд-во АН СССР, Наука, 1933—1960. — Флора Туркмении. Тт. 1—7. Л., Ашхабад: Изд-во АН СССР и АН ТССР, 1932—1964. — Цукерваник Т. И. Новый вид рода *Reaumuria* из Кюрендага. — Бот. мат. герб. Инст. бот. АН УзССР, 1982, вып. 20, с. 10—11. — Черняковская Е. Г. Весенняя растительность Каракалинского района Закаспийской области. Ботанико-географический очерк западной оконечности горной системы Копет-Дага и части северной Персии. — Изв. Гл. бот. сада РСФСР, 1924, т. 23, вып. 2, с. 163—180. — Черняковская Е. Г. Весенняя растительность Каракалинского района Закаспийской области. Ботанико-географический очерк западной оконечности горной системы Копет-Дага и части северной Персии. (Продолжение). — Изв. Гл. бот. сада РСФСР, 1925, т. 24, в. 3, с. 88—126. — Черняковская Е. Г. Очерк растительности Копет-Дага. — Изв. Гл. бот. сада СССР, 1927, т. 26, вып. 3, с. 253—267. — Черняковская Е. Г. Новые данные для флоры Туркменистана и Северной Персии. — Изв. Гл. бот. сада СССР, 1930, т. 29, вып. 1—2, с. 130—162.

Институт ботаники АН ТССР,
Ашхабад.

Получено 18 I 1983.

А. Н. Пузырев

НОВЫЕ АДВЕНТИВНЫЕ ВИДЫ СЕМ. *BRASSICACEAE* В УДМУРТИИA. N. PUZYREV. THE NEW ADVENTIVE SPECIES OF *BRASSICACEAE* FAMILY
IN UDMURTIA

Сообщается о нахождении и распространении в Удмуртии 12 новых и 9 редких адвентивных видов сем. *Brassicaceae*.

При флористическом обследовании всех железных дорог Удмуртии выявлено 12 новых для республики адвентивных видов см. *Brassicaceae*. Ниже приводится перечень этих видов с указанием их местонахождений. Латинские названия растений приводятся по С. К. Черепанову (1981).

1. *Camelina sylvestris* Wallr. — Найден на ж.-д. насыпи у ст. Ува и на ст. Ижевск-II. В обоих пунктах произрастает группами, плодоносит.

2. *Cardaminopsis arenosa* (L.) Hayek. — Европейский дизъюнктивный лесостепной реликт западно-европейского происхождения. Найден в Пермской обл. (Шилова, 1981), в Татарии («Определитель растений Татарской АССР», 1979). В Удмуртии обнаружен на ст. Чепца на влажном месте у ж.-д. насыпи и возле ст. Кабалуд на откосе ж.-д. насыпи северной экспозиции. В обоих случаях встречены одиночные особи с цветками и плодами.

3. *Conringia orientalis* (L.) Dumort. — Встречается как сорное на полях, у жилищ и дорог в Татарии («Определитель растений Татарской АССР», 1979). В Удмуртии найден на насыпи ж.-д. ветки в северо-западной части ст. Яр, на ж.-д. насыпи у пос. Пудем и на перегоне железной дороги Андрейшур—Балезино. В условиях Удмуртской АССР проходит весь жизненный цикл.

4. *Diplotaxis tenuifolia* (L.) DC. — Изредка встречается по ж.-д. ветке у ст. Вожой. Найдено несколько особей в фазе цветения—плодоношения между путями у ст. Вожой и у ж.-д. полотна возле станции Ижевск. Распространен в Крыму. Заносится далеко на север по железным и автомобильным дорогам и пароходами («Флора европейской части СССР», 1979). В Удмуртии ведет себя как эфекофит.

5. *Erysimum leucanthemum* (Steph.) B. Fedtsch. — 3 особи с цветками и плодами обнаружены между ж.-д. путями в 3 км западнее ст. Ижевск.

6. *E. repandum* L. — Отмечен в следующих пунктах: на станциях Ижевск, Кизнер, Глазов, Кожиль, Дизмино, Бачумово, Заводская, Воложка, 6-м км железной дороги Агрыз—Ижевск, возле станций Меньил, Люкшудья и на боковой ж.-д. ветке ст. Яр. Везде растения цвели и плодоносили.

7. *Lepidium campestre* (L.) R. Br. — Обнаружен на отвале ж.-д. полотна между станциями Кабалуд и Кузьма, а также по ж.-д. насыпи восточной экспозиции возле станций Зилай, Андрейшур, Меньил, на станциях Лоза и Пастухово. Растет группами, проходит свой полный жизненный цикл. Эфекофит.

8. *L. perfoliatum* L. — В небольшом числе плодоносящие особи найдены на ж.-д. насыпях у станций Можга, Заводская, Сада, между ж.-д. путями в 4-х км восточнее ст. Яр и на станционных путях Старого Увинского вокзала.

9. *Litwinowia tenuissima* (Pall.) Woronow ex Pavl. — Единичный экземпляр с цветками и плодами собран на краю ж.-д. полотна между станциями Ягул и Кизнер. Распространен в Средней Азии, Западной Сибири («Флора европейской части СССР», 1979).

10. *Myagrum perfoliatum* L. — Собран на станционных путях Старого Увинского вокзала, на ст. Меньил и на ж.-д. насыпи у ст. Андрейшур. Указывается для Татарии и Чувашии (Димитриев, Ильминских, 1979).

11. *Sisymbrium orientale* L. — Найден на ж.-д. насыпи в 6 км западнее ст. Глазов, на ж.-д. путях станций Яр, Кожиль, на ж.-д. насыпях возле станций Бачумово, Сада, Зилай, Игра, Сюрск, на перегоне Люк—Меньил. Во всех случаях растения цвели и плодоносили. Кроме того, в гербарии Удмуртского государственного университета был найден и определен еще один экземпляр данного вида, собранный на ст. Ижевск в 1976 г.

12. *Strigosella africana* (L.) Botsch. — Одна особь с цветками и плодами собрана у бокового ж.-д. пути в северо-восточной части ст. Глазов. Распространен на Кавказе, в Западной Сибири, Средней Азии («Флора европейской части СССР», 1979).

Кроме перечисленных 12 видов, найдена новая разновидность *Sisymbrium polymorphum* (Murr.) Roth (*S. polymorphum* var. *soongoricum* (Regel et Herd.) O. E. Schulz). Растет небольшой группой на ж.-д. насыпи ст. Лоза, особи ее цветут и плодоносят.

Ю. Д. Гусев (1977) на ж.-д. насыпи у ст. Глазов обнаружил *Diplotaxis muralis* (L.) DC. 18 VI 1983 он был найден на том же самом месте вновь в числе нескольких десятков вегетирующих, цветущих и плодоносящих особей. Таким образом, можно с уверенностью сказать, что в условиях Удмуртии данный вид является эфекофитом.

Для ряда редких в республике адвентивных видов сем. *Brassicaceae* обнаружены новые местонахождения.

1. *Brassica juncea* (L.) Czern. — Найден в 1974 г. на ж.-д. насыпи у ст. Каркалай, в 1975 г. — у площадки 27-го км железной дороги Агрыз—Ижевск (Бузанов и др., 1977). В 1980 г. собран у ст. Гожня. В 1983 г. наблюдался в парке ст. Ижевск-I, на ж.-д. насыпях возле станций Паркачево, Сарапул, Бугрыш, Чумойка, Можга, Чумайтло, Люга, Мултан, на ст. Воткинск.

2. *Chorispora tenella* (Pall.) DC. — В 1964 г. собран в поле у с. Зура Игринского р-на (Ефимова, 1972). Найден на ж.-д. путях ст. Ягул в 1979 г. в посеве у пос. Уром Малоपुरгинского р-на в 1980 г. Наблюдался в г. Ижевске в 1979 и 1982 г. В 1983 г. обнаружен на ж.-д. насыпях у станций Заводская, Андрейшур, Меньил, у площадки 17-й км железной дороги Агрыз—Ижевск, на станциях Глазов и Кизнер.

3. *Erucastrum armoracioides* (Czern. ex Turcz.) Cruchet. — В 1975 г. собран во дворе УдГУ (Бузанов и др., 1977) и в 1979 г. на ст. Ува. В 1983 г. отмечен на ж.-д. насыпях возле станций Кожиль, Дизьмино, Яр, Бачумово, Зилай, Андрейшур, Люк, Кушья, Кекоран, Сарапул, Шевырялово, Успьян, на станциях Бугрыш и Люга.

4. *E. cretaceum* Kotov. — Найден в 1975 г. у пос. Пугачево и недалеко от ст. Юськи (Бузанов и др., 1977). В 1983 г. наблюдался на ж.-д. насыпях у станций Камбарка, Азино, Кияик, Мултан, Кизнер, на станциях Ягул, Ижевск, Люга, у площадок 17-й и 27-й км железной дороги Агрыз—Ижевск.

5. *E. gallicum* (Willd.) O. E. Schulz. — Указывается для г. Ижевска (Гусев, 1977). В 1978 г. собран у дер. Голюшурма Алнашского р-на. В 1983 г. найден около железной дороги у ст. Можга в большом числе особей.

6. *Euclidium syriacum* (L.) R. Br. — Отмечен для ст. Юськи, в пос. Пугачево (Бузанов и др., 1977). В 1983 г. собран в выемке между ж.-д. путями у ст. Дизьмино.

7. *Rapistrum rugosum* (L.) All. — Найден в 1976 г. на 3-м км железной дороги Агрыз—Ижевск (Бузанов и др., 1977). В 1983 г. обнаружен на станциях Кечево, Сюрек, Вавож, Ува, Воткинск, Ижевск, Можга, Ягул, а также на улице в пос. Ува.

Гербарные образцы всех приведенных выше видов хранятся на кафедре ботаники УдГУ.

ЛИТЕРАТУРА

- Бузанов В. А., Ефимова Т. П., Сентемов В. В. Общая характеристика рудеральной флоры Удмуртии. — В кн.: Культурная и сорная растительность Удмуртии. Ижевск: Удмуртия, 1977, с. 59—93. — Гусев Ю. Д. Материалы по адвентивной флоре Удмуртии. — Бот. журн., 1977, т. 62, № 5, с. 691—694. — Димитриев А. В., Ильминский Н. Г. Новые заносные растения во флоре Чувашии. — Бот. журн., 1979, т. 64, № 7, с. 1007—1008. — Ефимова Т. П. Определитель растений Удмуртии. Ижевск: Удмуртия, 1972. 224 с. — Определитель растений Татарской АССР. Казань: КГУ, 1979. 372 с. — Флора европейской части СССР, т. 4. Л.: Наука, 1979. 355 с. — Черепанов С. К. Сосудистые растения СССР. Л.: Наука, 1981. 510 с. — Шилова С. И. К флоре Пермской области. — Бот. журн., 1981, т. 66, № 9, с. 1245—1253.

КРИТИКА И БИБЛИОГРАФИЯ

УДК 0.19.941 : 002.01 : 634.94 (23.0) (4)

Hans Leibundgut. Europäische Urwälder der Bergstufe. — Bern, Stuttgart: Verlag Paul Haupt, 1982. 308 S. (Ханс Лейбундгут. Европейские девственные леса горной ступени. 982)

S. A. D Y R E N K O V. HANS LEIBUNDGUT. EUROPAEAN MOUNTAIN VIRGIN FORESS LEVEL. 1982

Людам, связанным с лесом, естествоиспытателям и друзьям природы, адресует автор эту книгу.

Профессор Н. Leibundgut — классик европейского лесоводства, долгие годы руководивший Институтом лесоводства Федеральной высшей технической школы в Цюрихе. Недавно он ушел на заслуженный отдых и вот завершил долголетнюю работу над книгой, подводящей итоги изучения девственных лесов в горах Европы. Именно Leibundgut явился в последние десятилетия наиболее последовательным и настойчивым пропагандистом исследований в девственных лесах и разработки принципов «сообразного природе» (*naturgemäße*) лесоводства. Сейчас в Европе нет человека, сделавшего больше для совершенствования методики таких исследований, организации резерватов для остатков девственных лесов, а также для воспитания молодого поколения лесоводов свободным от «болезни менеджества», пришедшей во многие стороны лесохозяйственной деятельности из так называемого делового мира предпринимателей, ищущих быструю и явную выгоду от любого вклада в производство или политику. Поэтому появление рецензируемой книги воспринимается с энтузиазмом. Ощущение праздника возникает как только берешь ее в руки. Великолепно оформленная, безукоризненная по литературному стилю и тактичности в изложении дискуссионных вопросов, содержащая 100 уникальных по сюжету и качеству цветных и черно-белых фотографий — она может служить своеобразным эталоном крупной обобщающей научной публикации.

В кратком предисловии Leibundgut напоминает, что в начале развития лесоводства как научной дисциплины изучению девственных лесов не придавали особого значения. На образ мыслей лесоводов, отражавшийся в постановке проблем и выборе методов исследований, оказывало сильное влияние сельскохозяйственное растениеводство, при этом лесоводство часто шло путем недопустимых аналогий. Изменения во взглядах произошли после второй мировой войны, когда секция лесоводства Международного союза лесных исследовательских учреждений (IUFRO) разработала важные методические рекомендации, основанные во многом именно на научных достижениях швейцарских исследователей. В этих рекомендациях обычная для коммерческого лесоводства задача — повышение продуктивности лесов — не снималась, но внимание специалистов предлагалось сосредоточить на ее достижении путем умелого использования «бесплатных услуг» самой природы на основе хорошего знания всех естественных отношений, процессов и событий в жизни леса. «Как идеальный объект исследования для выяснения этих связей выявился лес, растущий только под влиянием естественных воздействий, то есть девственный лес» (с. 5). Придя к такому заключению, Leibundgut посвятил больше 30 лет изучению остатков девственных лесов Европы в разных регионах: с 1947 г. — в Югославии, с 1948 г. — в Чехословакии, а кроме того — в Польше, Турции, Финляндии, Греции, Венгрии, Австрии, ФРГ и, конечно же, постоянно в Швейцарии. Множество научных симпозиумов и экскурсий было проведено по его инициативе, и создалась целая интернациональная школа лесоводов — исследо-

вателей естественных лесов, работавших по методике Leibundgut или под его непосредственным руководством. Советские лесоведы, увлеченные соответствующими проблемами еще со времен Г. Ф. Морозова (1928), поддерживали и поддерживают с этой школой плодотворные творческие связи, что несомненно отразилось на результатах их исследований (Гулисашвили, 1964; Колесников, 1968; Дыренков, 1971; Kolesnikov, Dyrenkov, 1975; Джапаридзе, Урушадзе, 1973; Краснитский, 1983, и др.).

Содержание книги разделено на 3 неравные части. Первая (примерно 10% объема) называется «О девственных лесах и об исследовании девственных лесов». В ней даны определения, формулировки целей и основных проблем исследований, сведения о современных местонахождениях остатков рассматриваемых в книге европейских девственных горных пихтово-буковых лесов и методика анализа их структуры и прироста.

Вторая часть «Строение и жизненный процесс девственных пихтово-буковых лесов» содержит описание пяти резерватов с девственными лесами: Перучица (1291 га, Босния, СФРЮ), Доброц (57.4 га, Словацкие Рудные горы, ЧССР), Печка (60.2 га, Южная Словения, СФРЮ), Кубани (666 га, Богемия, ЧССР), Дерборенс (29.7 га, Кантон Валис, Швейцария). В ней изложены основные результаты исследований структуры и роста древостоев.

И, наконец, третья часть — общее резюме книги — занимает всего 20 с.

Прилагаемый список литературы невелик — 94 названия, это главным образом работы, касающиеся объектов исследований, описанных в основной части книги. Интересующихся проблемой в целом Leibundgut адресует к почти всеобъемлющему перечню литературы о девственных лесах, составленному к XVI Конгрессу IUFRO профессором Н. Мауер и имеющемуся в материалах этого конгресса. Почти треть объема книги занимают упомянутые фотоиллюстрации с краткими комментариями. Имеется несколько десятков выразительных таблиц, схем и диаграмм.

Первая часть открывается изложением современных представлений о девственном лесу. В широком смысле девственный лес — это сообщества, подвергающиеся действию всех природных стихий и знаменующие самые различные фазы сукцессий, как первичных, так и вторичных (не антропогенных). В узком смысле — это климаксовые или близкие к таковым лесные сообщества. Leibundgut пишет: «Наши наблюдения за остатками восточно- и средневропейских лесов показали, что лишь на некоторой части площади располагаются действительно «климаксовые леса» и что внутри комплекса девственного леса происходит постоянная смена различных фаз развития, направленная в сторону заключительного лесного сообщества, смена различных стадий лесных сукцессий. Ограничение понятия девственный лес климатически обусловленным конечным звеном (сукцессионных рядов. — С. Д.) имело бы следствием то, что одна и та же часть леса обозначалась бы попеременно то как девственный лес, то как «недевственный лес». Поэтому в дальнейшем понятие «девственный лес» мы будем относить не к отдельным древостоям, а к общему лесному комплексу, где растительность, смешение древесных пород и строение древостоев издавна обусловлены исключительно факторами местообитания и внешней среды» (с. 12). По мнению автора книги, девственный лес как сложившаяся экосистема, наиболее уравнивающая по статьям баланс веществ и энергии малого биологического круговорота, более всего проявляет свои свойства на уровне лесного массива (т. е. как мезоэкосистема, состоящая из многих взаимосвязанных биогеоценозов). Такие девственные леса представляются еще далеко не полно используемыми незаменимыми естественными лабораториями, которые делаются все более ценными при возрастающем значении исследований окружающей среды. Биологическая предпосылка рационального лесоводства — это основательные знания естественных жизненных процессов, добываемые в девственном лесу, при выдвижении на первый план (наряду с анализом его структуры) вопросов о причинах изменений и стабильности. Изменения структуры могут происходить самыми разными темпами. Динамика, смена поколений и естественное возобновление — это единый процесс, являющийся главным предметом исследований. Основопологающими для понимания этого процесса можно считать закономерности хода роста отдельных древесных видов, составляющих

древостои и имеющих различные жизненные циклы. Темпы роста, жизнеспособность и конкурентоспособность отдельных особей и частей популяций определяются структурой древесного яруса, формирующейся в соответствии с местообитанием. Изучение связей, возникающих при совместной жизни деревьев и «всестороннем их соревновании», как пишет Leibundgut, обнаружение закономерностей взаимодействия, обусловленных видовой принадлежностью и факторами внешней среды, дают возможность выбирать целесообразную технику возобновления, состав древостоя и способ ухода за ним.

Обращаясь к истории, Leibundgut пользуется свидетельствами Юлия Цезаря и Тацита о том, что в те времена еще имелись обширные области первобытных лесов на равнинах севернее Альп. В горных областях они сохранились до XV в. В настоящее же время можно говорить лишь о небольших участках, по счастью сохранившихся в трудно доступных местах. Автор бегло описывает современные остатки девственных лесов в Швейцарии и Австрии, где они представлены в резерватах, имеющих площадь от 4 до 296 га, в Баварии, где леса, имеющие характер естественных по составу и структуре древостоев, охраняются в 135 подобных резерватах, а также небольшие массивы в Югославии, Албании, Румынии. В Италии и Франции девственные леса, по-видимому, полностью отсутствуют. Большинство наиболее ценных данных получено автором на территории Югославии.

В книге излагается методика анализа структуры и прироста древостоев девственного леса. Это модификация известного базового варианта (Leibundgut, 1959). Наиболее важной и общезначимой ее частью является выделение типов древостоев, знаменующих различные фазы в жизненном процессе девственного леса. При описании и картировании учитываются несколько фаз развития.

Оптимальная фаза: более или менее сомкнутые крупномерные древостои с высоким древесным запасом и в среднем с высокой жизнеспособностью деревьев. В ранней оптимальной фазе верхняя часть полога сомкнута неполностью, в нее еще могут войти деревья из средней части полога. В поздней оптимальной фазе верхний полог плотно сомкнут.

Фаза зрелости: крупномерный древостой с отпадом отдельных деревьев и групп деревьев, имеющих высокий возраст. Ранней фазе зрелости соответствует максимальный наблюдаемый в данном местообитании запас древостоя, поздней фазе зрелости — не менее половины максимального запаса. В этой фазе «окна» в верхнем пологе еще не слишком велики, их образование связано с отпадом одиночных деревьев и их групп.

Фаза распада (Zerfallsphase): крупномерный древостой с прогрессирующим изреживанием, при котором запас снижается ниже половины возможного максимального; окна в пологе увеличиваются, возникают поляны.

Фаза возобновления: древостой изреживается более медленными темпами, но полог его уже испещрен окнами и образовались поляны, на которых имеется обильный подрост.

Фаза выборочного леса: естественные древостои по строению подобны выборочному лесу, сформирован ступенчатый вертикально сомкнутый полог.

Фаза молодого леса: более или менее однородный по сложению полог молодой древостой, образовавшийся из подроста, занявшего всю площадь после быстрого распада или даже одновременного разрушения материнского древостоя; это молодняки, чащи и жердняки.

Фаза однородного толстомерного средневозрастного и приспевающего древостоя, возникающего при дружном естественном возобновлении на большой площади: похожа на оптимальную, но не тождественна ей, так как древесный запас еще незначителен и деревья в верхней части полога имеют интенсивный рост.

Изложенная классификация фаз развития девственного леса очень популярна и использовалась многими европейскими исследователями. В нашей стране в 60—70-е годы она наряду с другими подобными схемами (Богословского, Ивашкевича, Бейкера, Колесникова, Века) нашла развитие в представлениях о типах возрастной структуры и строения древостоев, связанных с особенностями лесообразовательного процесса в разных лесных формациях и регионах (см., например, Комин, Семечкин, 1970; Дыренков, 1971, 1976, и др.). Изложенная

в книге методика работы на пробных площадях является очень ценной для ботаников и лесоводов, выполняющих описание древесного яруса лесных сообществ.

Классы высоты, формы смешения, степень участия отдельных видов, степень сомкнутости отдельных пологгов, профильные рисунки и многое другое делают содержание описаний более насыщенным биологическим смыслом, чем материалы таксации. К сожалению, весьма кратко изложена методика изучения прироста (со ссылкой на работы F. Loetsch) и нет предложений по анализу возрастной структуры. Это вполне понятно, поскольку по условиям работы в западно-европейских резерватах невозможны ни рубка достаточного числа модельных деревьев, ни отбор массовых проб возрастным буравом. Заметим, что в изучение возрастной структуры и распределения прироста наибольший вклад внесли советские лесоводы, работавшие в девственных таежных лесах северо-восточной Европы (Р. Г. Синельщиков, А. Г. Шавнин, И. И. Гусев, Е. П. Смолоногов, Г. Е. Комин, А. В. Письмеров, А. Д. Волков и др.).

Полностью отсутствуют у Leibundgut статистическая обработка материалов и тем более математическое моделирование динамики древостоев. Видимо, при большой оригинальности каждого из объектов исследований автор считает возможным только качественные обобщения.

Во второй части книги все названные выше резерваты девственных лесов описаны по единому плану: общее описание лесов, пробных площадей, обсуждение данных с характеристикой типичных древостоев по фазам развития (состав, число стволов, распределение по размерам, структура древесного запаса, прироста). При подробном описании строения полога яркой иллюстрацией являются профили и горизонтальные проекции крон, зафиксированные на ленточных пробных площадях. Этот материал может быть использован для дополнительного изучения типов размещения деревьев.

В третьей части читатель находит множество интересных оценок параметров, характеризующих известные свойства девственных лесов: сложный состав, разновозрастность, высокую продуктивность и способность к самовосстановлению, равномерность прироста. Вызывают восхищение достигаемые в девственных лесах размеры деревьев. Самая высокая ель *Picea abies* (L.) Karst. в Перучице имела высоту 63 м и диаметр на высоте груди 165 см, пихта *Abies abla* Mill. — соответственно 56 и 180 см, бук *Fagus sylvatica* L. достигает высоты 47 м и диаметра 120 см (в Кубани). Древесный запас находящихся на корню живых деревьев в резервате Перучица равен в среднем 714 м³/га (максимальный — 1074, а вместе с мертвым материалом в оптимальной фазе он составляет 1527 м³/га). Показатели текущего прироста в оптимальной и зрелой фазах в резервате Перучица достигают 7.7—8.8 м³/га.¹

Однако не повторение методики и не эти занимательные частности составляют, на мой взгляд, главное в книге, а обобщение, устанавливающее существенный механизм устойчивости природного комплекса «девственный лес» (на уровне лесного массива). Механизм этот оказывается довольно универсальным (Дыренков, 1976; Spurr, Barnes, 1980). Наблюдается баланс (прирост равен отпаду) фитомассы при соответствующем распределении площади, занимаемой древостоями, принадлежащими к разным фазам развития леса. Вот иллюстрации из рецензируемой книги.

Доли площади лесных массивов, принадлежащие к отдельным фазам развития (продуктивные местообитания буковых древостоев с большой долей пихты и ели в резерватах Перучица и Доброч)

Фаза выборочного леса (прирост > отпада)	— 10—20 %
Оптимальная фаза (прирост > отпада)	— 10—15
Фаза зрелости (прирост = отпаду)	— 25—40
Фаза распада (прирост < отпада)	— 20—25
Фаза возобновления и молодого леса	— 10—15

¹ Средний ежегодный прирост запаса в лесах Центральной Европы составляет около 6.0 м³/га (Forest resources in the European region. FAO, Roma, 1976. 31 p.)

«В целом, — пишет Leibundgut, — эти доли площади соответствуют „состоянию равновесия“ значительного комплекса пихтово-буковых девственных лесов» (с. 174).

За повышенную устойчивость природа «платит» тем, что «прирост исследованных девственных лесов (в целом по массиву. — С. Д.) лежит, надо полагать, ниже потенциала продуктивности правильно выбранного к данным условиям местообитания хозяйственных лесов, так как относительно большая часть древостоев приходится на позднюю фазу зрелости с ее пониженным приростом» (с. 184).

В заключительном разделе книги Leibundgut в доступной любому читателю форме дает обоснование принципов «соответствующего природе» лесоводства. Оно должно вестись с учетом правил девственного леса. Для разумного использования лесов лучше всего подходит «свободный стиль лесоводства, который дает полные права местным особенностям и силам, действующим на малых площадях. Большинство лесохозяйственных мероприятий осуществляется на основе схематизации и шаблонизации всех процессов. Такой подход имеет некоторые преимущества: упрощение планирования и более легкое осуществление планов, проведение контроля за отпуском древесины, уходом за лесом и т. п. Но его недостатки более значительны, а именно: исключается полное использование генетических, экологических и обусловленных индивидуальным развитием различий роста отдельных деревьев. Минимальными недостатками обладает выборочное хозяйство» (с. 185).

Leibundgut особенно подчеркивает необходимость учитывать закономерности развития девственного леса, в частности то обстоятельство, что обычно продуктивность повышается в ущерб устойчивости при уходе за лесами, имеющими защитное значение. Имея в виду резко отрицательную реакцию лесных экосистем на неадекватное законам леса антропогенное воздействие, он приводит знаменитую фразу И. В. Мичурина (и не случайно только первую ее часть): «Мы не можем ждать милости от природы. . .».

Специалисты лесного хозяйства получают из резюме книги «советы девственного леса» по пространственному размещению разных типов древостоев (с учетом фаз развития), состава и структуры древостоев в оптимальной и зрелой фазах, а также по обеспечению надежного естественного возобновления наиболее ценных пород на продуктивных местообитаниях европейского горного пояса.

Книга заканчивается действующим и сейчас классическим наказом Parade (1862), к которому несомненно окажется склонным присоединиться читатель:

Imiter la nature,
hâter son oeuvre,
telle est la maxime fondamentale
de la sylviculture.²

Было бы очень полезно перевести на русский язык сводку о европейских девственных лесах, имеющую ценность и как методическое пособие, и как теоретически важное достижение лесоведения.

ЛИТЕРАТУРА

Гулисашвили В. З. Природные зоны и естественно-исторические области Кавказа. — М.: Наука, 1964. 263 с. — Джапаридзе Т. М., Урушадзе Т. Ф. Особенности девственных ельников Грузии. — Тбилиси: Мецниереба, 1973. 97 с. — Дыренков С. А. Структура и динамика древостоев еловых лесов европейского Севера. — В кн.: Сборник научно-исследовательских работ по лесному хозяйству. Лен. НИИ лесного хозяйства. Л., 1971, вып. 13, с. 106—120. — Дыренков С. А. Структура и динамика ельников средней и южной тайги на Европейском Севере. Автореф. дисс. . . докт. биол. наук. Л., 1976. 42 с. — Колесников Б. П. К вопросу о классификации форм динамики лесного покрова. — В кн.: Материалы по динамике лесного покрова. Владимир: Владимир. пед. ин-т, 1968, с. 33—36. — Комин Г. Е., Семечкин И. В. Воз-

² В моем, несколько вольном переводе:

Главное правило для лесоведа,
Который дело ускорить желает —
Найти образец подходящий в п р и р о д е
И действовать, ей подражая.

растная структура древостоев и принципы ее типизации. — Лесоведение, 1970, № 2, с. 24—33. — Краснитский А. М. Проблемы заповедного дела. М.: Лесная промышленность, 1983. 191 с. — Морозов Г. Ф. Учение о лесе. М.; Л.: Гос. изд-во, 1928. 368 с. — Kolesnikov B. P., Dyrenkov S. A. Conservation of virgin taiga forests. — В кн.: Тез. докл., представленных XII Междунар. ботан. конгрессу, т. 2. Л.: Наука, 1975, с. 541. — Leibundgut H. Über Zweck und Methodik der Struktur und Zuwachsanalyse in Urwälder. — Schweiz. Ztschr. Forstwesen, 1959, Bd 110, S. 111—124. — Spurr S. H., Barnes B. V. Forest ecology. N. Y. etc., 1980. 687 p.

С. А. Дыренков

Ленинградский государственный
педагогический институт им. А. И. Герцена.

Получено 8 VIII 1983.

УДК 0.19.941 : 002.01 : (582.4+582.5/9) (515)

Бот. журн., т. 69, № 9

An enumeration of the vascular plants of Xizang (Tibet). (Перечень сосудистых растений Тибета. Издание Тибетского филиала Научного Комитета. 1980? 463 с. На китайск. яз.)

V. I. GRUBOV. (A REVIEW)

Издательство Института информации Национальной комиссии по науке и технологии Китая выпустило в свет «Перечень сосудистых растений Тибета», впервые дающий целостное представление о флоре этой загадочной высокогорной страны, до сих пор остававшейся «белым пятном» для ботаников планеты. Год, место издания и выходные данные книги не обозначены, но небольшое предисловие на китайском языке, сопровождаемое английским переводом, датировано 1980 годом.

«Перечень» этот, как следует из Предисловия, является конспектом пятитомной «Флоры Тибета», составленной (и уже подготовленной к печати) несколькими десятками китайских ботаников из 17 ботанических институтов как часть серии публикаций о природе Тибетского плато, выполняемых под эгидой Цинхай-Тибетской комплексной экспедиции Академии наук Китая. Выход в свет «Флоры Тибета» ожидается в ближайшее время.

Рассматриваемый «Перечень» содержит 5766 видов, принадлежащих к 1256 родам и 208 семействам; в него включены и культурные растения.

О границах региона, охватываемого «Перечнем», можно судить только по его схематическому контуру на обложке книги и по содержанию самого «Перечня», так как в Предисловии на этот счет ничего не сказано. Тибет здесь подразумевается в широком смысле как все высокое нагорье, включающее не только собственно Тибет, но и Кам (или «Особый район Чамдо») — район, глубоко рассеченный великими реками Азии — Янцзы, Меконгом, Салуэном и Брахмапутрой, имеющий богатейшую флору и разнообразнейший растительный покров. Именно этот район обуславливает колоссальную численность видов «Перечня», для столь ограниченной территории, а также наличие в нем более двух десятков типично тропических семейств (*Piperaceae*, *Balanophoraceae*, *Annonaceae*, *Lauraceae*, *Elaeocarpaceae*, *Sterculiaceae*, *Melastomaceae*, *Palmae*, *Zingiberaceae* и др.) и множества папоротников (445 видов). Поражает и огромное число рододендронов (168 видов).

Собственно Тибетское плато со средней высотой 4500 м над ур. м., как известно, имеет крайне бедную флору и пустынную растительность — это страна с очень суровым, резко континентальным, холодным, почти арктическим климатом.

Семейства и роды покрытосеменных растений расположены в «Перечне» по системе А. Энглера (с небольшими изменениями), а папоротникообразных и голосеменных — следуя системам, разработанным соответственно Цинем (Ching R. C., 1978) — крупнейшим современным птеридологом, и Чженом (Cheng W. C., 1977). Объем семейств и родов, за редкими исключениями, общепринятый, но

папоротники разделены на 40 семейств, а род *Gentiana* раздроблен на мелкие роды. Авторство семейств не указывается.

Виды в пределах рода перечисляются по алфавиту в соответствии с латинским названием и нумерованы. Но в этом нет полного единообразия: некоторые крупные роды разделены на секции, имеющие самостоятельную нумерацию видов (*Primula*, *Gentiana*), другие же при этом имеют сквозную нумерацию (*Saussurea*), а для третьих секции не указаны (*Rhododendron*, *Pedicularis*).

Информация о каждом виде включает (в порядке последовательности) китайское название растения, латинское название (без ссылки на первоописание), указания на местонахождения в Тибете, условия обитания (экология, ценология, высотные пределы распространения), распространение в Китае (по провинциям) и за его границами (в самой общей форме). Указываются конкретные местности и географические пункты местонахождения видов (очень немногочисленные) без привязки их к какому-либо районированию охватываемой «Перечнем» территории, так что найти эти пункты без современной подробной карты этого региона нелегко и соответственно очень трудно составить представление о распространении вида. Для многих видов приведены разновидности — они под литерой.

Подсчеты видов показали, что десятку крупнейших семейств составляют следующие:

1. <i>Compositae</i> — 498	6. <i>Orchidaceae</i> — 192
2. <i>Gramineae</i> — 333	7. <i>Ranunculaceae</i> — 189
3. <i>Leguminosae</i> — 261	8. <i>Scrophulariaceae</i> — 179
4. <i>Rosaceae</i> — 241	9. <i>Gentianaceae</i> — 159
5. <i>Ericaceae</i> — 240	10. <i>Primulaceae</i> — 158

Эти 10 семейств включают 2250 видов, или 39 %, всей флоры региона. Состав их свидетельствует о бореальном типе флоры в целом, несмотря на наличие в ней многих тропических семейств и родов. Для характеристики этой флоры небезынтересно указать и наиболее крупные роды. Ими оказались:

1. <i>Rhododendron</i> — 168	9. <i>Astragalus</i> — 69
2. <i>Primula</i> — 115	10. <i>Berberis</i> — 63
3. <i>Gentiana s. l.</i> — 112	11. <i>Artemisia</i> — 60
4. <i>Pedicularis</i> — 109	(включая <i>Seriphidium</i>)
5. <i>Saxifraga</i> — 101	12. <i>Polystichum</i> — 56
6. <i>Corydalis</i> — 94	13. <i>Carex</i> — 54
7. <i>Saussurea</i> — 83	14. <i>Arenaria</i> — 48
8. <i>Salix</i> — 75	15. <i>Cremanthodium</i> — 41

Таким образом, даже без знания китайского языка из «Перечня» можно извлечь некоторую существенную информацию и он представляет немалый интерес.

В заключение отметим, что китайские ботаники за время, истекшее после печально известной «культурной революции», нарушившей их планомерную деятельность, выполнили огромную работу по инвентаризации флоры своей страны. Помимо 30 томов фундаментальной «Флоры Китая» (из 80 запланированных), они выпустили в свет 4-томную «Флору Хайнаня» («*Flora Hainanica*»), 6 томов (из 7) «Флоры Внутренней Монголии» («*Flora Intramongolica*»), 5 томов «Флоры травянистых растений Северо-Восточного Китая» («*Flora plantarum herbacearum Chinae Boreali-Orientalis*»), 3 тома «Флоры хребта Циньлин-шань» («*Flora Tsinlingensis*»). Изданы также первые тома 4-томной «Флоры Хубэя» («*Flora Hubeihensis*»), 2-томной «Флоры Цзянсу» («*Flora Kiangsu*»), многотомной «Флоры Юньнани» («*Flora Yunnanica*») и др. И почти все они прекрасно иллюстрированы. Таксономические исследования, монографии по систематике растений и полная инвентаризация богатейшей флоры своей страны являются для китайских ботаников первоочередной и важнейшей задачей, ибо эти исследования представляют необходимый фундамент для изучения и растительного покрова и растительных ресурсов во всех планах и для любых целей. Можно

порадоваться, что работа эта быстро продвигается вперед, и пожелать дальнейших успехов китайским коллегам.

Появление самой 5-томной «Флоры Тибета», которое должно последовать за рецензируемым «Перечнем», будет с нетерпением ожидаться всеми ботаниками.

В. И. Грубов.

Ботанический институт им. В. Л. Комарова АН СССР,
Ленинград.

Получено 23 VIII 1983.

УДК 0.19.941 : (03) : 581.5

Бот. журн., т. 69, № 9

Б. А. Быков. Экологический словарь. — Алма-Ата: Наука КазССР, 1983, 215 с. с илл. Ц. 1 р. 20 к. Т. 6000.

N. I. R U B T S O V, B. A. B Y K O V. ECOLOGICAL DICTIONARY. 1983

Обсуждение проблем, относящихся к области экологии, стало теперь очень распространенным и не только в кругах специалистов экологов и биологов, но и среди самых широких слоев населения. Оно происходит не только на страницах научных журналов, но и в газетах, по радио и телевидению. Экологические проблемы привлекли к себе всеобщее внимание; это связано с быстрым ухудшением в последнее время окружающей человека природной среды, особенно в странах с высокоразвитой промышленностью, где негативные последствия хозяйственной деятельности человека в природе приняли весьма опасные масштабы. В таких условиях появление в печати «Экологического словаря», пока еще первого в нашей стране, следует безусловно приветствовать. Он может помочь читателю ознакомиться с многообразным арсеналом терминов и методов, применяемых в современной экологии, оценить их значение для теории и практического применения результатов этой науки.

Автор рецензируемого толкового «Словаря» — известный геоботаник, опубликовавший несколько крупных геоботанических монографических сводок и руководств, в том числе «Геоботанический словарь», вышедший в двух изданиях (Быков, 1967, 1973). Первое его издание получило в «Ботаническом журнале» положительную оценку (Рубцов, Голубев, 1967).

Предлагаемый теперь читателю «Экологический словарь» также содержит очень значительное число геоботанических (фитоценологических) терминов, что, конечно, объясняется теснейшей связью геоботаники с экологией. Граница между этими двумя смежными науками иногда по существу становится довольно условной. Известно, что некоторые зарубежные ученые (например, в Англии, США) геоботанику (фитоценологию) понимают как часть экологии, непосредственно включающуюся в ее структуру.

По нашему подсчету, в «Словаре» включено свыше 1000 терминов. Более половины из них термины геоботанические (фитоценологические) и биоценологические (например, «ассоциация», «ассектаторы», «демутация», «дензекторы», «доминанты», «социация» и т. д.), перешедшие в «Экологический словарь» из упомянутого выше «Геоботанического словаря». Остальная часть терминов принадлежит главным образом физической географии, метеорологии, почвоведению, фито- и зоогеографии, физиологии и биохимии растений. Они поясняются в «Словаре» как экологические и биологические факторы, так или иначе воздействующие на условия жизни организмов. Однако надо заметить, что такие необходимые экологические пояснения даются не всегда. Нередко приводятся термины без каких-либо указаний на их экологическое значение (например, «делювий», «пролювий», «денудация», «макрорельеф», «базис эрозии», «джоуль», «калория», «температура», «паскаль» и др.).

Достаточно полно приведены и пояснены в «Словаре» различные методы исследования, применяемые в биоценологии и экологии (с. 104—112). Здесь

даются необходимые рисунки и математические формулы. То же самое можно сказать относительно пояснений к различным биоэкологическим шкалам (с. 196—199), которые сопровождаются соответствующими конкретными примерами и указанием литературных источников. Кстати необходимо сделать общее замечание о форме (порядке) литературных ссылок, применяемых автором «Словаря». При одних терминах эти ссылки даются кратко, непосредственно в пояснительном тексте (где указываются только автор и год издания). В других случаях в конце статей приводятся библиографически оформленные данные, что, конечно, предпочтительнее для пользующихся «Словарем». Неизвестно, чем руководствовался его автор, применяя такие различные способы литературных ссылок. Не всегда ясным является и различие в объеме самих пояснительных текстов. Трудно понять, почему одним терминам дается очень краткое, в несколько строк объяснение, а другим весьма подробное, иногда на целую страницу и даже более, сопровождаемое рисунками, схемами, таблицами, литературой (например, статьи «анализ флоры и фауны», «ареал», «ассоциация», «аутоэкология», «комплексы», «коэффициент сходства или сопряженности», «цено типы»). Вместе с тем другие, казалось бы, не менее важные в экологии, скажем, такие, как «син-экология», «социация», «фитоценоз», «характерные виды», «экологические ряды», «экспериментальная экология», имеют гораздо более краткие пояснения. Видимо, это в значительной мере объясняется личными интересами автора к той или иной биоценологической теме. Отметим еще, что далеко не во всех необходимых случаях указываются в «Словаре» авторы приводимых в нем терминов, в частности и принадлежащих его составителю, Б. А. Быкову. Последних немало, причем в большинстве своем они пока еще не являются общепринятыми.

По содержанию рецензируемой работы хотелось бы высказать еще одно замечание. В «Словаре» слабо отражена терминология прикладной экологии. В нем отсутствует даже и сам этот термин, хотя для некоторых относящихся к ней понятий дается краткое пояснение («пастбища», «пастбищеоборот», «продуктивность биоценозов», «сельскохозяйственная экология», «сенокосооборот», «сенокосы»). Небольшая статья, поясняющая термин «загрязнение среды», приводится без всяких указаний на соответствующие литературные источники, как это сделано в других статьях «Словаря», посвященных наиболее важным вопросам, относящимся к теории экологии. Непосредственно за термином «загрязнение среды», казалось бы, должен следовать и термин «защита среды». Однако его нет, хотя необходимость в нем совершенно очевидна. Вместо этого автор «Словаря» в другом месте дает «созологическую экологию», созологию, поясняемую как «отрасль общей экологии, разрабатывающую научные основы охраны экосистем, биоценозов, отдельных популяций растений и животных» (с. 161). К этому определению прилагаются ссылки на несколько литературных источников, в том числе на «Красную книгу СССР». Однако эта область прикладной экологии представляет собой интерес для работников охраны природы, поэтому автору «Словаря» не следовало ограничиваться лишь кратким ее определением. Здесь необходима более обстоятельная справка с приведением соответствующих сведений о работах, проводимых в Советском Союзе и за рубежом. Кроме того, в статье «Охрана природы» (с. 125), конечно, необходима отсылка к «Созологической экологии», а ее нет. Вообще система отсылок к синонимам или близким понятиям в «Словаре» выполняется не во всех необходимых случаях.

Указанные выше замечания и пожелания, относящиеся к «Экологическому словарю», не могут отразиться на его общей положительной оценке. На наш взгляд, автор заслуживает благодарности за свою решимость сделать первую (в нашей стране) попытку выполнить эту трудную, но столь необходимую сейчас работу. Тираж «Словаря» очень небольшой, а потребность в нем велика. Несомненно скоро потребуются его второе издание со всеми требующимися дополнениями и исправлениями.

В заключение хотелось бы высказать пожелание о создании и более расширенного толкового экологического словаря с привлечением коллектива специалистов с участием зооэкологов, работников прикладной экологии (главным образом по защите окружающей среды). Нужда в таком справочнике совершенно очевидна.

Быков Б. А. Геоботаническая терминология. Алма-Ата: Наука, 1967. 168 с. — Быков Б. А. Геоботанический словарь, 2-е изд. Алма-Ата: Наука, 1973. 215 с. — Рубцов Н. И. Быков Б. А. Геоботанический словарь, изд. 2-е. Алма-Ата: Наука, 1973. — Бот. журн., 1974, т. 59, № 2, с. 296—297. — Рубцов Н. И., Голубев В. Н. Быков Б. А. Геоботаническая терминология. 1967. — Бот. журн., 1967, т. 52, № 12, с. 1800—1803.

Н. И. Рубцов.

Государственный Никитский ботанический сад,
Ялта.

Получено 5 XI 1983.

УДК 0.19.941 : 002.01 : 58 (47+57)

Бот. журн., т. 69, № 9

Парнес В. А. Исаак Григорьевич Бейлин. — М.: Наука, 1983. 160 с.
Т. 5400 экз. Ц. 70 к.

Yu. V. S I N A D S K Y. V. A. P A R N E S. I S A A K G R I G O R Y E V I C H B E I L I N. 1983

Судьба каждой науки, как и судьба человека, неповторима. Эпифитотиология — родная сестра эпидемиологии и эпизоотологии — зародилась в недрах науки о болезнях растений — фитопатологии. И это не случайно, так как точкой приложения обеих научных дисциплин является нарушение баланса, ведущего к болезни. Только фитопатология изучает его на уровне организма растения, а эпифитотиология — на уровне популяций растений, взаимодействующих с популяциями возбудителей болезней в экосистемах.

Для фитопатологии важно знать, как действует возбудитель на растение, каково будет течение заболевания, какие факторы могут ему способствовать, какие препятствовать, какими признаками будет характеризоваться заболевание, как с ним бороться и как его предупредить. Эпифитотиология учитывает все эти данные, добытые фитопатологией, но предмет ее иной: нарушение баланса между популяциями возбудителей заболеваний и их хозяев в экосистеме, ведущее к эпифитотическому процессу, т. е. к массовым заболеваниям. Задача эпифитотиологии вскрыть причины, определяющие эти нарушения, выяснить закономерности эпифитотического процесса, разработать основные принципы стратегии и тактики наступления на эпифитотии, их прогнозирования и предупреждения. Эпифитотиология исходит в своем анализе явлений из экологии и эволюционного учения, они — ее база, ее корень.

С таких именно позиций подошел к этой проблеме Исаак Григорьевич Бейлин, научная биография которого рассматривается в вышедшей в свет книге. Выход этой интересной работы приурочен к столетию со дня рождения И. Г. Бейлина, заложившего основы отечественной эпифитотиологии. В книге дается подробное освещение хода становления этой новой области знания.

В 1919 г. И. Г. Бейлин впервые в истории фитопатологии разрабатывает метод количественного учета массовых болезней, «метод двух показателей». Научный метод — это первое звено в цепи событий, которые позволяют получить и проанализировать накопленные данные с новых позиций. Научный метод — это характеристика подхода к проблеме. И. Г. избрал количественный подход для выяснения взаимоотношений, складывающихся в конкретной природной и хозяйственной обстановке между культурными растениями и возбудителями заболеваний.

До него внимание ученых концентрировалось на своеобразии каждого случая массовых болезней. Он же перенес центр тяжести на выявления того общего, что сближает все эпифитотии. И. Г. пришел в фитопатологию, как указывается в книге, уже сложившимся экологом, и его научное мировоззрение наложило отпечаток на всю его дальнейшую деятельность в области фитопатологии. Ученого с самого начала интересовал не возбудитель болезни, не больное растение, не болезненный процесс, в нем протекающий, а явления более общего порядка, разворачивающиеся вне единичного растения или возбудителя

и обуславливающиеся всем комплексом факторов, управляющих взаимодействием популяций. Будучи экологом, он перенес все исследования на экологическую почву. Единичное заболевание и массовое, как происходит переход от одного к другому, как этот переход уловить, — вот вопросы, на которые должен был дать ответ новый метод, разработанный И. Г. Как указывает автор книги, теперь этот первый количественный метод далеко превзойден, но важно то, что новая область знания стала развиваться по намеченному И. Г. пути — все более и более разностороннего количественного учета массовых болезней, связанных с развитием их взаимодействующих сил и условий.

Современная эпифитотиология широко использует математический анализ, эпифитотический процесс описывается уравнениями, на основе которых с помощью компьютеров становится возможным прогнозирование надвигающейся опасности эпифитотии.

За 65 лет, отделяющих начало разработки И. Г. метода двух показателей от нашего времени, не только совершенствовался количественный учет взаимодействующих факторов, но само отношение к нему в корне изменилось. Эпифитотиология сегодняшнего дня набирает все большую силу, и недалек тот день, когда в университетах и институтах откроются кафедры эпифитотиологии, подобно появившимся в 20—40-е годы кафедрам эпидемиологии и эпизоотологии.

Эпифитотиология в настоящее время приобретает столь важное значение для решения актуальных задач сельского хозяйства, что сейчас внимание многих исследователей приковано к ней. И все же еще требуется определенный скачок в сознании фитопатолога, чтобы рассматривать ее как отпочковавшуюся новую научную дисциплину.

В книге целая глава посвящена основам этой науки. Центральной частью эпифитотологического анализа И. Г. считал изучение очага заболевания. Много времени и сил уделил он развитию учения об очаге, его роли в распространении эпифитотического процесса, разработке принципов предупреждения и ликвидации очагов. Эти его идеи получили дальнейшее развитие в наше время. Изучая эпифитотии прошлого, И. Г. обнаруживал в них те черты, которые подкрепляли его взгляд на основные закономерности возникновения, развития и затухания массовых болезней у растений.

В. А. Парнес дает возможность читателю проследить весь путь исканий ученого, начиная с самых начальных моментов. Этому помогает очерк истории крупных эпифитотий, начиная с древности до нашего века, критический анализ этих эпифитотий послужил И. Г. материалом для его теоретических изысканий.

С помощью исторических экскурсов в книге прослеживается эволюция идей И. Г., устанавливается его связь с предшественниками. В ней показано, как диалектика развития общественного производства приводит к противоречию: огромные массивы засеваются однородными культурами, чтобы получить наилучший хозяйственный эффект, но возбудители болезней этих культур оказываются в оптимальных условиях для распространения и как следствие этого возникает благоприятная обстановка для эпифитотий. Продукция крупного сельского хозяйства выбрасывается на мировой рынок, всемирно совершенствуются виды транспорта, усиливаются и расширяются связи между странами, — все это способствует переносу возбудителей из одной страны в другую. Так самым ходом вещей диктуется необходимость разработки мер предупреждения и борьбы с эпифитотиями, создается почва для новых идей в этой области.

Вскрыв исторические корни, пробудившие к жизни эпифитотиологию, В. А. Парнес показывает ее место среди других наук, рисует перспективы дальнейшего развития и таким образом протягивает нить от эпифитотологических идей И. Г. Бейлина к будущему, к разрабатывавшейся им новой области знания.

Профессор Бейлин выступил со своими идеями в то время, когда большинство фитопатологов были увлечены микологией, только позже их внимание привлекли бактериозы, вирусные болезни растений. Но прошли годы, и сейчас к эпифитотиологии проявляется огромный интерес. Лучшее свидетельство тому — появление в свет биографии ученого, чьи работы лежат в истоках этой науки.

Из достоинств книги «Исаак Григорьевич Бейлин» необходимо указать на обширный научно-справочный аппарат, в нем «Основные даты жизни и дея-

тельности И. Г. Бейлина», «Труды И. Г. Бейлина», «Литература о И. Г. Бейлине», «Рецензия на работы И. Г. Бейлина», «Материалы к биографии И. Г. Бейлина», «Использованная литература», аннотированный «Именной указатель» и «Предметный указатель». Такой богатый научно-справочный аппарат нечасто встретишь в серии «Научные биографии». Он делает книгу о И. Г. Бейлине ценным пособием при изучении истории биологии.

Еще одна особенность рецензируемой работы — обилие иллюстраций. Только портретов отечественных и зарубежных ученых насчитывается 50, не считая групповых снимков, из них некоторые представляют специальный интерес, отражая историю науки в нашей стране. Такова, например, фотография участников первого Всероссийского съезда по прикладной ботанике в Воронеже в 1920 г., на котором присутствовали Н. И. Вавилов, А. А. Ячевский, И. Г. Бейлин, В. А. Келлер, В. И. Талиев и многие другие видные представители ботанической науки.

Книга, давая большой научный материал, привлекает и своей науковедческой направленностью, стремлением проникнуть в лабораторию ученого, в стиль и особенности его работы, в роль эмоциональных факторов в научной деятельности.

Высказывания И. Г. Бейлина, помещенные в качестве эпиграфов к отдельным главам, заставляют задуматься о долге ученого перед обществом, о роли науки, ее настоящем и будущем.

Ю. В. Синадский.

Главный ботанический сад АН СССР,
Москва.

Получено 24 XI 1983.

УДК 019.941 : 002.01 : 633.2.03 (477)

Бот. журн., т. 69, № 9

Природні лучні угіддя Українського Полісся. — Київ: Наук. думка, 1982.
(Природные луговые угодья Украинского Полесья. 1982). 308 с. Ц. 2 р. 60 к.
Т. 800 экз.

Е. Р. МАТВЕЕВА. (A REVIEW). NATURAL MEADOWS OF THE UKRAINIAN POLESSYE. 1982

Рецензируемая коллективная монография на украинском языке состоит из Введения, шести разделов, Заключения и Списка литературы. Большая ее часть написана Д. А. Афанасьевым (Введение, I—III, почти весь IV и V разделы).

Во Введении (с. 3—6) говорится о значении кормовых угодий, занимающих 1914.8 тыс. га, или 32% сельскохозяйственной площади региона: их продуктивность невелика (в среднем составляет 10—12 ц/га сена — на суходолах, 16—18 — в низинах и поймах рек); качество кормов низкое из-за большой доли обильных грубостебельных растений, плохо поедаемых животными. В настоящее время сбор грубых кормов сократился из-за распахивания многих заливных лугов. Выказано мнение о возможностях восстановления распаханных пойменных, о повышении продуктивности суходольных, а также о создании сеяных лугов, которые могут быть значительно продуктивнее природных.

Суходольные, низинные и пойменные луга Украинского Полесья в наиболее типичных в природном и хозяйственном отношениях участках бассейнов рек Десны и Припяти исследовали общепринятыми геоботаническими методами. Надземную биологическую продуктивность определяли срезанием травостоя под корень с площадок 0.5 м² в 4-кратной, а с 1 м² — в 2-кратной повторностях. Хозяйственный урожай высчитывали с помощью поправочных коэффициентов И. В. Ларина (1952).¹

Раздел I (с. 7—13) посвящен физико-географическим условиям Украинского Полесья, занимающего около 11 231.3 км², или 18.6% общей площади УССР.

¹ Список литературы приводится в рецензируемой книге.

В него входит большинство районов Волынской, Ровенской, Житомирской, Черниговской и часть районов Киевской и Сумской областей. Для территории характерны низинный рельеф с широкими заболоченными речными долинами, высокий уровень грунтовых вод, положительный баланс влаги, дерново-подзолистые и болотные почвы. Средняя сумма осадков — 500—600, во влажные годы — 850—950, а сухие — 300—400 мм в год. В левобережном Полесье бывают засухи и суховеи, природная растительность лучше всего сохранилась в северной части Волынского и Житомирского Полесья, где распаханность территории не превышает 15%, в то время как в других частях республики она достигает 60%. По данным В. О. Поварницына (1959), лесистость Украинского Полесья в конце 50-х годов исчислялась 29%, но сейчас она уменьшилась, леса представлены сосновыми, сосново-дубовыми, дубово-грабовыми и ольховыми насаждениями. Широко распространены разнообразные луга и болота, хотя часть их была соответственно распахана и осушена.

Раздел II (с. 14—35) посвящен анализу флоры лугов. Флора Украинского Полесья изучается с середины XVIII в., но планомерные исследования начались с 1921 г. в связи с организацией Института ботаники АН УССР. К 1965 г. общий список сосудистых растений региона составлял 1265 видов, из них луговых — 413 (33%). В рецензируемой монографии к последним, понимаемым по А. П. Шенникову (1941) и Е. П. Матвеевой (1967), отнесены 428 видов, принадлежащих к 41 семейству и 189 родам. Дается традиционный анализ флоры.

Раздел III (с. 36—41) посвящен классификации растительности, при этом за основу взята эколого-фитоценотическая классификация Шенникова (1938, 1941).

Раздел IV (с. 42—242) состоит из 4-х подразделов (последний написан Л. М. Сипайловой и Е. П. Лихобабиной). В первом из них рассматриваются распространение и происхождение лугов региона, во втором и третьем дана характеристика суходольных, низинных и заливных лугов. К суходольным настоящим лугам отнесены формации с преобладанием злаков (*Calamagrostis epigeios*, *Elytrigia repens*, *Festuca pratensis*, *Phleum pratense*, *Helictotrichon pratensis*, *Festuca rubra*, *Poa pratensis*, *Agrostis tenuis*, *Anthoxanthum odoratum*, *Briza media*, *Deschampsia caespitosa*, *Cynosurus cristatus*, *Sieglingia decumbens*), а также бобовых (*Trifolium repens*). Довольно слабо представлены остепненные луга, выделены лишь формации с доминированием *Poa angustifolia* и *Agrostis vinealis*. Пустошные луга представлены формациями, где основными доминантами являются *Nardus stricta*, *Corynephorus canescens*, *Festuca ovina*. Едва ли можно согласиться с отнесением к настоящим лугам сообществ с доминированием *Agrostis tenuis*, *Anthoxanthum odoratum*, *Briza media*, *Sieglingia decumbens*. Шенников относил их к настоящим, но вряд ли стоит слепо копировать положения, разработанные 40 лет тому назад. Последователи Шенникова, развивая его учение, ряд формаций на более бедных дерново-подзолистых и дерново-подзолисто-глееватых почвах относят к новому классу формаций — обедненным лугам (Матвеева, 1967), которые в отличие от настоящих, развивающихся на дерновых и дерново-луговых более богатых почвах, имеют другую структуру сообществ и более низкую продуктивность.

Что касается сообществ с доминированием *Deschampsia caespitosa*, то отнесение их к той или иной категории лугов зависит от их происхождения и условий произрастания, а следовательно, и от видового состава сопутствующих видов.

К низинным лугам отнесены формации с преобладанием *Glyceria maxima*, *G. fluitans*, *Phalaris arundinacea*, *Poa palustris*, *Agrostis stolonifera*, *Calamagrostis canescens*, *Holcus lanatus*, *Agrostis canina*, *Carex caespitosa*, *C. acuta*, *C. vesicaria*, *C. riparia*, *C. disticha*, *C. vulpina*, *C. panicea*. Даны краткие характеристики ассоциаций (и условий их произрастания) перечисленных 33 формаций.

В четвертом подразделе, посвященном заливным лугам малых рек, рассмотрены 3 группы речных долин с разными гидрологией и сохранностью природной растительности. Во всех группах естественные луга представлены болотистыми или торфянистыми. К первой группе отнесены долины рек Стоход и Конопелька бассейна р. Припяти и р. Бреч бассейна р. Снова с наиболее сохранившимися природными лугами. Ко второй — долины рек Турья, Выживка, Веселуха и небольших рек бассейна р. Горыни, частично осушенные, распаханые и ис-

пользуемые под однолетние сельскохозяйственные культуры. Естественные луга сохранились в них фрагментарно, их флористический состав беден; для них характерен пастбищный режим использования, применяемый для болотистых и торфянистых лугов. К третьей группе относятся интенсивно осушенные и освоенные долины рек Стубла, Славечна, Ствига бассейна р. Припяти, Турчанка, Ревна, Ирванец бассейна р. Снова и р. Норин бассейна р. Ужа, природная растительность которых сохранилась слабо: значительные площади распаханы под полевые культуры, реже — под сеяные луга сенокосного и пастбищного использования. Все эти луга отнесены, по Шенникову (1938, 1941), к настоящим, остепненным, болотистым и торфянистым; 25 формаций оказались общими с водораздельными лугами, формации с доминированием *Alopecurus pratensis*, *Dactylis glomerata*, *Agrostis gigantea*, *Beckmannia eruciformis*, *Calamagrostis neglecta* и *Carex rostrata* встречаются только в долинах, из чего следует, что луга долин малых рек Украинского Полесья незначительно отличаются от водораздельных лугов этого региона, а также и лесной зоны РСФСР. По существу луга малых рек региона не стоило рассматривать отдельно, а следовало бы отметить лишь их небольшие отличия от суходольных.

В разделе V, посвященном динамике луговой растительности (с. 243—252), рассматриваются ритмы развития луговых травостоев в разных гидротермических условиях и в зависимости от разных сроков и кратности скашивания, а также и интенсивности выпаса животных. Уделено внимание погодичным флуктуациям и сменам луговых сообществ, по Т. А. Работнову (1974), П. Д. Ярошенко (1962), Е. М. Лавренко (1947), В. Д. Александровой (1962); показано, что динамические процессы на лугах Украинского Полесья сходны с таковыми лугов лесной зоны РСФСР.

В разделе VI (с. 253—294), написанном М. В. Куксиным и А. В. Боговином, рассмотрены агротехнические приемы улучшения и рационального использования луговых угодий Украинского Полесья. Сообщается, что в колхозах и совхозах края с 1967 г. начаты работы по улучшению природных луговых угодий и созданию на них культурных пастбищ. К сентябрю 1977 г. площадь улучшенных коренным образом сенокосов и пастбищ достигла 866.8 тыс. га (37.6% их общей площади), а улучшенных поверхностно — 900 тыс. га. Их продуктивность достигает 35—50 ц/га хорошо поедаемого сена, в то время как на природных лугах и особенно на пастбищах она значительно ниже. Рассмотрен традиционный комплекс мероприятий по поверхностному и коренному улучшению луговых угодий края.

Монография заканчивается краткими Выводами (с. 295—298) и довольно большим Списком литературы (с. 299—307).

Оценивая монографию в целом, следует сказать, что она дополняет сведения о лугах еще одного крупного региона, дает ясное представление о формационном и видовом составе лугов, условиях существования, состоянии луговых угодий, их продуктивности и путях ее повышения и улучшения качества кормов. Интересно и несколько неожиданно, что луга Украинского Полесья в соответствующих условиях очень сходны с таковыми лесной зоны европейской части РСФСР. Следует отметить, что не указано, сколько раз срезались укосы для определения биологической продуктивности лугов; можно предположить, что 1 раз в сезон; в таком случае биологическая, а следовательно, и расчетная хозяйственная продуктивность природных лугов, особенно настоящих, болотистых и торфянистых, да и обедненных, дающих отаву, несколько занижена.

Е. П. Матвеева.

Ботанический институт им. В. Л. Комарова АН СССР,
Ленинград.

Получено 16 VIII 1983.

Х Р О Н И К А

УДК 002.704.31 (063) : 912. : 581.9 (4)

**I РАБОЧЕЕ СОВЕЩАНИЕ ПО «КАРТЕ РАСТИТЕЛЬНОСТИ ЕВРОПЫ»
СТРАН — ЧЛЕНОВ СЭВ
(Киев, 6—11 VI 1983)**

S. A. G R I B O V A. THE 1st WORKSHOP ON THE «VEGETATION MAP OF EUROPE» OF THE
COUNTRIES — MEMBERS OF THE COMECON (KIEV, 6—11 VI 1983)

6—11 VI 1983 г. в Киеве состоялось I рабочее совещание геоботаников европейских стран — членов СЭВ, ведущих совместную работу над картой растительности обширного региона Европы, составляющего более половины ее площади.

Следует пояснить, что первоначально, начиная с 1979 г., осуществлялась работа над картой всей Европы с участием как ученых стран — членов СЭВ, так и западно-европейских коллег из Франции, ФРГ и др. Координационным центром был избран Институт ботаники АН ЧССР. За это время в ЧССР проведено 4 международных совещания авторов «Карты Европы» (очередное совещание состоялось в сентябре 1983 г. в Венгрии); создан авторский коллектив, разработана научная концепция карты; составлены список крупных подразделений легенды и общие принципы ее построения. Они изложены в ряде более ранних публикаций в советских и зарубежных изданиях (Грибова и Исаченко, 1980а, б; Neuhäusl (Ed.), 1980; Грибова, 1981; Gribova e. a., 1981; Грибова, Юрковская, 1983; Нейхейсл, Нейхейслова, 1982).

В процессе работы над картой Европы выяснилось, что ботаники восточно-европейских стран как в научном, так и в организационном отношении оказались более подготовленными к созданию единой карты. Для территории большинства стран — членов СЭВ (Болгария, Венгрия, ГДР, Румыния, Чехословакия) в отличие от западно-европейских стран (исключая Францию, ФРГ и некоторые другие) имеются национальные обзорные геоботанические карты.¹ В СССР опубликован список подразделений растительного покрова европейской части СССР, подлежащих картированию в мелком масштабе (Грибова и др., 1975). Учитывая эти обстоятельства, было признано целесообразным, продолжая работу над картой Европы, в качестве первоочередной задачи создать геоботаническую карту на территорию стран — членов СЭВ. Работа над ней осуществляется в качестве одного из основных разделов в рамках темы «Картирование биогеоценозов и их составных биокomпонентов» (III.1.4.1). Рабочее совещание в Киеве и предусматривало обсуждение научных и организационных вопросов применительно к задачам создания карты стран — членов СЭВ.

Подготовку и проведение совещания осуществили сотрудники Института ботаники им. Н. Г. Холодного АН УССР, научную программу разработали в Лаборатории географии и картографии растительности Ботанического института им. В. Л. Комарова АН СССР. На совещании присутствовали представители следующих стран: Болгарии — И. Бондев (I. Bondev), Венгрии — А. Борхиди (A. Borhidi), ГДР — Г. Гофманн (G. Hofmann), Польши — В. и А. Матускевичи (W. и A. Matuczkiewicz), Румынии — Н. Доница (N. Donița), Чехословакии — С. Гейны (S. Hejný), Р. Нейхейсл (R. Neuhäusl), К. Рыбничек (K. Rybniček), Я. Михалко (J. Michalko). Ботанические учреждения СССР были представлены широко. Помимо специалистов БИН АН СССР (С. А. Грибова, Т. И. Исаченко, З. В. Карамышева, Г. Д. Катенина, В. В. Липатова, И. Н. Сафронова, И. Ю. Сумерина, Т. К. Юрковская) и Института ботаники АН УССР (Т. Л. Андриенко, Д. Я. Афанасьев, Л. С. Балашов, Д. В. Дубына, Л. П. Еременко, Ю. Р. Шеляг-Сосонко и др.), в совещании участвовали сотрудники Института ботаники АН ГССР (К. И. Джандиери и Н. И. Зазанашвили), Д. С. Голод (Институт экспериментальной ботаники АН БССР), П. Л. Горчаковский (Инсти-

¹ Более подробный анализ карт растительности стран — членов СЭВ дан в статье С. А. Грибовой и Т. И. Исаченко (1980а).

тут экологии растений и животных УНЦ АН СССР), И. А. Банникова (Институт эволюционной морфологии и экологии животных, Москва), а также секретарь представителя СССР в Совете уполномоченных стран — членов СЭВ Н. А. Пастушенко-Стрелец.

Программа совещания предусматривала обсуждение проектов легенд по крупным разделам в целях разрешения некоторых дискуссионных проблем, таких как схема ботанико-географических подразделений региона; соотношение ботанических, экологических, географических критериев в системе подзаголовков легенды разных рангов; номенклатура растений. Один из важных вопросов — согласование и «стыковка» макетов национальных карт по пограничным рубежам. В связи с тем, что ранее было принято решение о публикации пояснительного текста к карте, на совещании предстояло рассмотреть и утвердить план этого текста. Предполагались также решение ряда организационных вопросов (подготовка к публикации легенды, создание единого авторского макета карты и др.) и координация текущей деятельности авторского коллектива карты.

Во вступительном слове директор Института ботаники АН УССР академик АН УССР К. М. Сытник приветствовал собравшихся, отметил положительное значение крупных коллективных исследований, особенно с участием представителей ученых стран — членов СЭВ для развития науки.

С информацией о состоянии работы над картой выступил координатор всей программы «Карта Европы» Р. Нейхейсл. Он сообщил, что разработанный ранее список высших подразделений легенды² в настоящее время пересмотрен и уточнен. Для каждого из них установлены система иерархически соподчиненных подразделений 2-го и 3-го порядков и перечень картируемых единиц. В соответствии с этой легендой созданы макеты национальных карт на единой географической основе М. 1 : 2 500 000, переданной Институтом ботаники АН СССР всем авторам карты. Предложены красочная шкала и система штриховых обозначений для унифицированного оформления национальных авторских макетов карт, что облегчает их сопоставление, согласование и компоновку. Проведена стыковка макетов карт некоторых сопредельных стран (Чехословакии и ГДР, Румынии и Венгрии и др.).

Затем с сообщениями выступили кураторы основных разделов легенды, которые уделили особое внимание дискуссионным или еще нерешенным вопросам, подлежащим обсуждению. С. А. Грибова рассказала о структуре трех разделов легенды: «Полярные пустыни и высокогорная нивальная растительность», «Тундры и альпийская растительность», «Субарктические (предтундровые) и горные редколесья и криволесья». Мы проанализировали эти разделы и свое отрицательное отношение к объединению в легенде в один раздел тундровой и альпийской растительности, имеющих различные фитоценоотические и экологические черты, уже высказали ранее (Грибова, Юрковская, 1983).

Во время дискуссии по этим разделам легенды Нейхейсл внес предложение о необходимости показа альпийской и субальпийской растительности на Балканах, которая ранее в легенде не была отражена. В соответствии с этим предложением Бондев рекомендовал дополнить легенду новыми картируемыми единицами, характерными для альпийского и субальпийского поясов Балкан. Это — сеслериевые (*Sesleria comosa*, *Festuca tiolensis*, *F. aizoides*, *Carex curvula*, *Juncus trifidus* — на силикатных породах и *Sesleria koralensis*, *S. klustersyi*, *Carex kitaibeliana*, *Elyna bellardi* — на карбонатных породах), альпийские луга и кустарниковые сообщества из *Salix herbacea*, а также субальпийские кустарниковые сообщества из *Pinus mugo* и *Rhododendron myrtifolium* на силикатных породах и *Buxus sempervirens*, *Daphne oleoides* — на карбонатных.

Т. И. Исаченко доложила легенду по двум разделам: «Мезофитные и гидромезофитные хвойные леса» и «Широколиственно-хвойные леса». В раздел «Мезофитные и гидромезофитные леса» включены как лесная растительность таежной зоны, так и темно- и светлехвойные леса гор и высокогорий неморальной зоны, например пихтовые (*Abies alba*, *A. nordmanniana*) и еловые (*Picea abies*, *P. orientalis*), а также сосновые (*Pinus sylvestris*, *P. kochiana*, *P. peuce*, *P. heldreichii*) леса, растущие на Балканах, Карпатах, Кавказе.

Обращает на себя внимание преобладание экологического подхода в названии этого раздела и наборе составляющих его единиц. Наряду с типично бореальными лесами, являющимися зональными для севера Русской равнины, в этот раздел помещены и леса иной фитоценоотической структуры («квазибореальные»), хотя нередко образованные теми же древес-

² Высшие подразделения легенды в большинстве случаев соответствуют типам растительности или классам формаций в трактовке советских геоботаников, или формациям в трактовке представителей школы Браун—Бланке, которые считают их не синтаксономическими, а внеранговыми категориями.

ными породами (*Picea abies*, *Pinus sylvestris*). Вопрос о таксономическом положении последних и об их месте в легендах геоботанических карт уже давно является дискуссионным. Бондев положительно оценил структуру этого раздела легенды, отметив удачную трактовку сосновых лесов неморальной области. Гофманн поднял вопрос о пересмотре положения в легенде бедных сосновых лесов Польши и ГДР. Нейхейсл предложил разделить их от дубово-сосновых и поместить в разные разделы легенды: первые рассматривать в группе мезо- и гидромезофитных лесов, а вторые — в группе широколиственно-хвойных.

Во второй день работы совещания³ с сообщением по разделу «Летнезеленые мезофитные широколиственные и хвойно-широколиственные леса» выступил Ю. Р. Шеляг-Сосонко. Он подробно изложил содержание легенды и отметил большую детальность в показе лесов этого типа, широко распространенных на юге лесной зоны в СССР и в сопредельных странах. К числу дискуссионных он отнес вопрос о трактовке широколиственно-сосновых лесов, о необходимости увеличения их географической дифференциации и др. С конкретными предложениями по содержанию некоторых номеров легенды этого раздела, их географическом ареале, составе дифференциальных видов выступили Михалко, Рыбничек, Бондев, Голод, Гофманн, Нейхейсл, Борхиди.

З. В. Карамышева и Н. Доница (докладчик — Карамышева) сделали сообщение по разделу «Степи». Структура легенды в этом разделе отражает традиционный подход к ботанико-географической дифференциации степной растительности, который был неоднократно проверен при составлении разнообразных мелкомасштабных геоботанических карт в Советском Союзе. Показаны широтные изменения степной растительности в связи с увеличением аридизации климата с севера на юг и долготные, обусловленные нарастанием континентальности с запада на восток. Учтено также внутризональное расчленение степных сообществ, вызванное разнообразием эдафических условий.

Докладчик остановилась на некоторых новых моментах, нашедших отражение в легенде. Подчеркнуто, например, своеобразие растительности в полосе контакта степей с мезофитными широколиственными лесами средневропейского типа или ксеротермофитными субсредиземноморскими лесами и некоторыми другими.

Бондев поставил вопрос о возможности картирования бородачевых степей. Карамышева ответила, что *Andropogon ischaemum* указан в составе горных степей Закавказья как дифференциальный вид, бородачевые же степи не могут быть закартированы самостоятельными контурами из-за небольших площадей, занятых ими, и вторичного распространения в результате антропогенного воздействия.

Н. Доница рассказал о легенде по разделам «Жестколистные леса и кустарниковые сообщества» и «Ксеротермофитные хвойные леса, редколесья и кустарниковые сообщества». К первой группе принадлежат различные по составу и географической локализации сообщества из *Quercus ilex*, *Q. coccifera*, *Carpinus orientalis*, *Pistacia lentiscus* и другие, тяготеющие к районам Средиземноморья. Свою точку зрения относительно происхождения сообществ, образованных видами *Pistacia*, *Quercus coccifera* и другими, высказал Бондев. Он считает их вторичными и полагает, что в разных районах они могут возникать на месте различной коренной растительности, что создает дополнительные трудности при их картировании.

К разделу ксеротермофитных хвойных лесов, редколесий и кустарниковых сообществ относятся сообщества, образованные *Pinus nigra* s. l., *P. pityusa*, *Juniperus exelsa*, *J. foetidissima*, *J. polycarpus*. Легенда состоит из 4 разделов и насчитывает 7 картируемых единиц, свойственных Балканам, Крыму и Кавказу.

На следующем заседании с сообщением о легенде по разделу «Пустыни» выступила И. Н. Сафронова. Пустынная растительность в рамках составляемой карты представлена только на территории СССР. Она развита в Прикаспийской низменности и в горах Закавказья. Легенда состоит из 10 номеров, отражающих географическую и экологическую дифференциацию растительности пустынной зоны.

Р. Нейхейсл рассказал о содержании легенды по 4 разделам. Приморская литоральная и галофитная растительность (раздел «Литоральная растительность и засоленные луга»), по данным советских авторов, дифференцирована достаточно подробно. Выделены географические варианты, отражающие их как зональные, так и региональные различия. Первона-

³ Программа совещания предусматривала только утренние заседания; послеобеденное время было отдано ботаническим экскурсиям. Состоялись поездки в урочище «Феофания» под Киевом, где сохранился широколиственный лес, в пойму р. Десны в районе ее устья; участники совещания также посетили Центральный республиканский ботанический сад АН УССР, расположенный на высоком правобережье Днепра.

чальное предложение докладчика включить в раздел «Гигрофитная растительность (крупно-осоковые и тростниковые сообщества)» также и водную растительность, т. е. сообщества пресноводных и морских водоемов, по рекомендации советских ботаников, было снято. Это вызвано неравномерной изученностью растительности водоемов и отсутствием опыта ее картирования в мелком масштабе. В разделе «Лесные топи» рассказано о болотных сообществах из *Alnus glutinosa* и *Betula pubescens*. Гигро- и гидрофитная растительность в названных двух разделах в советской ботанической картографии рассматривается в общем разделе растительности болот, хотя единой типологической трактовки их и в отечественной литературе нет. Так, луговеды, включая А. П. Шенникова, большинство крупноосочников трактуют как луга болотного ряда. Сообщества же *Alnus glutinosa* подавляющее число лесотипологов относят к лесному типу растительности.

Раздел «Пойменная растительность» составлен совместно с В. В. Липатовой. Благодаря ее участию в этом разделе легенды использованы теоретические положения, разработанные в советской картографической школе. Крупные подразделения отражают подзональные различия растительности пойм, а картируемые единицы представляют собой эколого-динамические ряды.

В ответ на замечание Бондева о том, что в долинах рек встречаются и не пойменные сообщества, Липатова предложила включить в состав экологических рядов также сообщества притеррасной части. Некоторые возражения против слишком большой детальности показа пойменной растительности высказал В. Матушкевич. Однако большинство авторов одобрили предложенную Нейхейслом и Липатовой легенду по этому разделу.

Т. К. Юрковская и К. Рыбничек (докладчик — Юрковская) доложили о легенде раздела «Болота». В сообщении подробно рассмотрена структура легенды, высшие подразделения которой различаются в зависимости от типа водно-минерального питания (омбротрофные, омбро- и минератрофные, минератрофные). Подразделения второго порядка отражают зональные особенности сложения и флористического состава болот. В ответе на вопрос Горчаковского о характере картируемых единиц болотной растительности Юрковская пояснила, что они соответствуют экологическому ряду, но называются по наиболее распространенному сообществу и диагностируются определенным сочетанием видов. С дополнением выступил Рыбничек. В ответ на замечание Бондева о том, что верховые болота Балкан очень специфичны, но из-за небольших размеров не могут картироваться в виде самостоятельных контуров, Рыбничек пояснил, что горные болота Балкан, Карпат, Кавказа включены в легенду в виде внемасштабных знаков.

В дискуссии по общим вопросам легенды выступили Карамышева, Нейхейсл, Бондев, Рыбничек, Доница, Гейны, Михалко, Юрковская, Грибова, Голод и др. Дискуссия касалась как теоретических, так и методических вопросов составления карты.

Карамышева обратила внимание на отсутствие согласованности в вопросе о выделении подразделений легенды в зависимости от приуроченности картируемых единиц к разным элементам рельефа. Она предложила вообще отказаться от включения в легенду таких характеристик, как равнинные, горные, предгорные. Доница также считает, что не следует вводить в легенду характеристику принадлежности картируемых подразделений к разным орографическим уровням, а это явление возможно показать на самой карте. Гейны предложил многие явления не вносить на карту, а отразить только в тексте.

Нейхейсл в ответе своим оппонентам предложил сохранить существующую структуру легенды. По его мнению, все основные ее подразделения отражают зональные черты и экологическое разнообразие. Картируемые единицы, подчиненные этим подразделениям, различаются своими специфическими особенностями состава и строения и связями со средой, что обуславливает и особенности структуры легенды каждого из разделов. Для них используются различные признаки, с тем чтобы подчеркнуть наиболее существенные фитоценотические, флористические и другие черты. Но для всех разделов легенды существует общая тенденция — дифференциация растительности в зависимости от главнейших географических и экологических факторов. Точку зрения Нейхейсла поддержала Юрковская.

Грибова обратила внимание на необходимость выработать единое понимание географической номенклатуры картируемых единиц, для многих из которых в предварительной легенде использованы недостаточно территориально дифференцированные и ботанико-географически обоснованные характеристики. Так, в легенде используются два таких ботанико-географических подразделения, предложенные Н. Меусел (Meusel, e. a., 1965), как «центрально-» и «среднеевропейские», которые, с моей точки зрения, являются синонимами. Или другой пример. К «восточноевропейским» в разных разделах легенды («Тундры», «Мезофитные и гидромезофитные леса», «Мезофитные летнезеленые широколиственные леса», «Болота»

и др.) относятся картируемые подразделения, имеющие несколько различных географический ареал. Это предложение поддержали Нейхейсл, Юрковская.

С целью унификации в легенде карты подходов к ботанико-географической номенклатуре в резолюции совещания специальным пунктом рекомендуется пользоваться схемой ботанико-географического разделения Мейзеля для стран средней и южной Европы и схемой районирования Т. И. Исаченко и Е. М. Лавренко (1980) — для территории СССР.

Довольно живо обсуждалось предложение Бондева вычленить в самостоятельный раздел на самом высоком ранге средиземноморскую растительность, представленную в настоящее время в основном вторичными сообществами из видов родов *Pistacia*, *Quercus* и др. Он мотивировал свою точку зрения историческими причинами, особенностями генезиса растительности. Однако это предложение не было принято. Нейхейсл разъяснил, что средиземноморская растительность представлена в рамках двух крупных разделов: жестколистных лесов и ксеротермофитных хвойных лесов, что отвечает основным принципам легенды этой карты.

Голод высказал пожелание дополнить карту природоохранной тематикой. Он полагает целесообразным особо выделить на карте охраняемые территории (национальные парки, заповедники и другие объекты). Другой взгляд у Рыбничева, который полагает более важным на карте особо выделить те участки, которые сохранились в естественном состоянии. Напомню, что на карте будет показан восстановленный растительный покров, и поэтому предложение Рыбничева заслуживает внимания. Аналогичный прием нередко используется на советских картах для показа сохранившихся участков степей на территории европейской части СССР, занятой почти целиком сельскохозяйственными землями. Карамышева сочла полезным показать эти объекты на отдельной картосхеме в виде дополнения к карте.

В числе методических задач, которые были представлены на рассмотрение участников заседания, — отбор картируемых единиц для карты в М. 1 : 4 000 000 (авторский макет карты разрабатывается в М. 1 : 2 500 000, а ее публикация предусмотрена в более мелком масштабе), выработка статуса внесштабных знаков и отбор единиц для изображения с их помощью и некоторые другие.

В конце совещания Грибова доложила проект пояснительного текста, разработанный ею совместно с Нейхейслом. Он предусматривает освещение широкого круга вопросов: анализ имеющихся мелкомасштабных карт Европы; состояние геоботанического картирования в европейских странах СЭВ с точки зрения готовности к работе над общей картой; теоретическая концепция карты, принципы оформления карты. Главное внимание уделено обзору картируемых единиц, который включает общую ботаническую характеристику основных подразделений легенды и подразделений 2-го и 3-го рангов (сведения о преобладающей жизненной форме, ареале, флористических особенностях, фитоценоотическом разнообразии) и непосредственно картируемых единиц. Описание последних предусматривает указание доминантов всех ярусов, диагностических важных и индикаторных (дифференциальных) видов, состав и строение сообществ, географическую и экологическую приуроченность, высотное-поясное и орографическое положение. Особое внимание предполагается уделить их оценке с природоохранной точки зрения: степень нарушенности, динамическое состояние (коренные или производные сообщества) и т. п. Некоторые критические замечания были высказаны В. Матушкевичем. Однако они не затрагивали существенных положений плана. Большинство участников совещания одобрили проект.

Кроме легенды, было уделено внимание самой карте, а именно проведено сопоставление макета карты СССР и соседних стран. Полностью согласованы макеты карт по границе СССР с Венгрией, Румынией, ЧССР.

Интересный доклад сверх программы сделал Гофмани. Он поделился своим опытом создания карты биопродуктивности, разработанной на основе карты естественной потенциальной растительности ГДР. Этот доклад заслуживает внимания как по своим фактическим данным, так и в методическом отношении.

На совещании была принята резолюция, содержащая план работы над картой на следующий год. Резолюция включает рекомендацию опубликовать легенду на русском и немецком языках, содержит указание конкретных сроков завершения редактирования легенды и составления единого авторского макета карты, согласованного по границам отдельных стран.

Очередное Второе рабочее совещание по карте растительности стран — членов СЭВ намечено провести в Болгарии в 1984 г.

Пять дней совещания были заполнены интенсивной работой, которая успешно завершила важный подготовительный этап создания карты. Этому способствовала высокая активность почти всех его участников, стремившихся найти конструктивные подходы к решению сложных научных и организационных проблем. Очень плодотворна роль Института ботаники

АН СССР, являющегося координационным центром в работе над картой. Особая заслуга принадлежит организаторам совещания — сотрудникам Ботанического института АН СССР и Института ботаники АН УССР. Большая предварительная подготовка и четкое проведение самого совещания создали хорошую творческую атмосферу и способствовали его положительным итогам.

ЛИТЕРАТУРА

Грибова С. А. Обсуждение проекта «Карты растительности Европы» (ЧССР, июнь 1980 г.). — В кн.: Геоботаническое картографирование 1981. Л.: Наука, 1981, с. 55—60. — Грибова С. А., Исаченко Т. И. К итогам Первого международного совещания по «Карте растительности Европы». — В кн.: Геоботаническое картографирование 1980. Л.: Наука, 1980а, с. 52—68. — Грибова С. А., Исаченко Т. И. Международное совещание по программе «Карта растительности Европы». — Бот. журн., 1980б, т. 65, № 4, с. 609—613. — Грибова С. А., Исаченко Т. И., Карпенко А. С. и др. Растительность европейской части СССР и Закавказья (Проект легенды обзорной «Карты растительности европейской части СССР»). — В кн.: Геоботаническое картографирование 1975. Л.: Наука, 1975, с. 3—58. — Грибова С. А., Юрковская Т. К. Заседание редакционной коллегии «Карты растительности Европы» (ЧССР, Выходна, 1981 г.). — В кн.: Геоботаническое картографирование 1983. Л.: Наука, 1983, с. 69—76. — Исаченко Т. И., Лавренко Е. М. Ботанико-географическое районирование. — В кн.: Растительность европейской части СССР. Л.: Наука, 1980, с. 10—23. — Нейхейс Р., Нейхейслова З. Второй международный коллоквиум по проблеме «Карта растительности Европы». — В кн.: Геоботаническое картографирование 1982. Л.: Наука, 1982, с. 51—60. — Gribova S. A., Isatschenko T. I., Lavrenko E. M., Neuhäusl R. A new project of vegetation map of Europe (a contribution of Central and East European countries). — In: Documents de Cartographie Ecologique, Grenoble-Cedex, t. 29, 1981, p. 7—9. — Neuhäusl R. (Ed.). Das 1. Internationale Kolloquium über die geplante Vegetationskarte Europas. — Folia Geobot. et Phytotaxon., Praha, 1980, N 15/2, S. 155—206. — Meusel H., Jäger E., Weinert E. Vergleichende Chorologie der zentraleuropäischen Flora. Jena, 1965, Bd 1. 583 S; Bd 2. 258 S.

С. А. Грибова.

Ботанический институт им. В. Л. Комарова АН СССР,
Ленинград.

Получено 5 I 1984.

УДК 006.3 : 582.26

Бот. журн., т. 69, № 9

I РАБОЧИЙ СЕМИНАР ПО ДИАТОМОВЫМ ВОДОРОСЛЯМ (Новосибирск, 16—21 V 1983)

R. N. D J I N O R I D Z E. THE 1st WORK SEMINAR ON DIATOMS (NOVOSIBIRSK, 16—21 V 1983)

С 16 по 21 V 1983 в Новосибирске в Институте геологии и геофизики СО АН СССР был проведен рабочий семинар по диатомовым водорослям. Решение о проведении семинара было принято на Первой всесоюзной школе диатомологов, проходившей в пос. Решино под Ленинградом в 1982 г. Организовали семинар сотрудники СО АН СССР Н. А. Скабичевская и Т. Ф. Возженникова. Целью семинара была работа с коллекциями его участников и обсуждение докладов.

В семинаре приняли участие 20 специалистов-диатомологов из различных городов: Москвы, Ленинграда, Вильнюса, Киева, Минска, Владивостока, Южно-Сахалинска, Иркутска, Новосибирска, Тюмени, Саратова, Сыктывкара. На семинаре обсуждались вопросы: 1) морфология панцирей диатомей на основе широкого применения электронной микроскопии, 2) таксономия и систематика, 3) особенности захоронения панцирей диатомей в осадках различных регионов, 4) биостратиграфическое значение диатомей, 5) использование диатомей как индикаторов антропогенного влияния на водоемы. В программе были доклады, содержащие не только конечные результаты, но и рабочие положения, которые авторы предполагали обсудить с коллегами.

В докладе А. П. Скабичевского «Вид диатомовых водорослей, его возникновение и внутривидовые подразделения» была показана история развития учения о виде, начиная с Дарвина до современных представлений о виде диатомовых водорослей. Рассматривались

4 основных положения: 1) вид и его место в органическом мире, 2) возникновение видов, 3) вид — система или единство?, 4) низшие систематические единицы и их подчинение виду.

Группа докладов была посвящена составу современных диатомовых водорослей в реках и озерах. Г. Д. Левадная рассказала о диатомовых водорослях р. Енисей и ее притоков и провела анализ их систематического, экологического и биогеографического состава на огромной территории от верховьев до дельты, охватывающей различные географические зоны.

Б. П. Власов в своем выступлении на примере белорусских озер вскрыл индикаторную роль диатомей в выявлении признаков эвтрофирования, а также широкую возможность использования диатомей как показателей загрязнения пресных вод. Исследование проводилось с использованием математических методов.

В нескольких докладах получили освещение достижения в изучении ультраструктуры диатомовых водорослей при использовании сканирующего электронного микроскопа (СЭМ). В докладе Г. К. Хурсевич приводились морфологические особенности представителей родов *Cyclotella* Kütz., *Stephanodiscus* Ehr. из нижнеплейстоценовых отложений Белоруссии и Прибалтики. Созвучно с этим докладом было выступление Л. П. Логиновой о структуре некоторых видов родов *Cyclotella* и *Stephanodiscus* из донных отложений оз. Байкал. Доклады сопровождалась многочисленными фотографиями, сделанными с применением СЭМ.

В докладе Л. Г. Пирумовой обсуждались морфологическое строение и стратиграфическое значение представителей рода *Coscinodiscus* Ehr. из миоценовых отложений Болгарии.

Э. И. Лосева доложила об особенностях строения панциря *Paralia sulcata* Ehr. по данным, полученным в СЭМ.

Значение диатомовых водорослей для биостратиграфии океанических осадков было показано в целом ряде выступлений. В докладе В. С. Пушкаря «О диахронности границ верхнекайнозойских зон Тихого океана» был поднят вопрос о более тщательном подборе видов диатомей при использовании их в биостратиграфических шкалах в качестве зональных. В частности, зональный вид *Denticulopsis kamtschatica* (Zabelina) Simonsen имеет в отдельных районах северной части Тихого океана различные временные интервалы существования. В одних местах этот вид впервые появляется в позднем миоцене, в других — в плиocene, так что границы, маркированные его появлением, будут разновозрастными.

Е. Н. Джиноридзе осветила состав диатомовых водорослей в осадках Ангольской котловины. Особенностью глубоководных плейстоцен-современных комплексов является значительное участие здесь умеренно холодноводных сублиторальных видов в результате влияния холодного Бенгальского течения.

Г. В. Степанова рассказала о первых исследованиях донных отложений Чукотского моря, где она обнаружила неоген-плейстоценовые комплексы диатомей.

Автор данной статьи представила доклад о вертикальном распространении видов рода *Denticulopsis* (Kütz.) Simonsen в неогеновых отложениях субантарктической зоны. Проведено сопоставление временных интервалов представителей этого рода в северном и южном полушариях. Трудность в определении видов из рода *Denticulopsis* делает необходимым изучение их структуры в СЭМ.

Участники семинара провели большую работу с коллекциями. В ходе просмотра препаратов обсуждались вопросы систематической принадлежности и таксономии видов. Демонстрировались коллекции В. С. Пушкаря из верхнекайнозойских и эоценовых отложений северной части Тихого океана, Н. А. Скабичевской — из верхнего плейстоцена Северо-Западной Сибири, Н. В. Рубиной — из плейстоцена Западной Сибири, Г. В. Степановой — из неоген-плейстоцена Чукотского моря, Орионовой — из неогена Сахалина, И. А. Купцовой — из неогена Восточно-Сибирского моря и неогена Индонезии, Р. В. Никитиной — из палеогена Поволжья, А. П. Ольштынской — из неогена и палеогена Украины, Л. П. Логиновой — из донных отложений Байкала, Г. К. Хурсевич — из нижнего плейстоцена Белоруссии, Б. П. Власова — из современных озер Белоруссии, Л. Г. Пирумовой — из миоцена Болгарии, Е. Н. Джиноридзе — из плейстоцена тропической части Атлантического океана, Р. Н. Джиноридзе — из голоцена северных морей СССР и неогена субантарктической зоны.

Участники семинара обсудили новинки отечественной и зарубежной литературы по диатомовым водорослям. Выступления докладчиков, научные дискуссии по прослушанным докладам, беседы с коллегами во время работы с микроскопом, обсуждение интересных всех научных проблем проходили в деловой обстановке и способствовали широкому обмену информацией.

Прошедший I рабочий семинар по диатомовым водорослям следует оценить как нужную форму общения специалистов-диатомологов, позволяющую оперативно разрешать затрудне-

ния, возникающие в работе каждого исследователя, и несомненно способствующую повышению уровня научных исследований.

В решении, выработанном участниками I рабочего семинара, отмечена необходимость проведения и впредь таких всесоюзных и региональных рабочих совещаний.

Р. Н. Джиноридзе.

Ленинградский государственный университет.

Получено 10 VIII 1983.

УДК 002.704.31 (063) : 581.55 : 633.2

Бот. журн., т. 69, № 9

ВСЕСОЮЗНЫЙ СЕМИНАР «ДИНАМИКА ЦЕНОПОПУЛЯЦИЙ ТРАВЯНИСТЫХ РАСТЕНИЙ»

(с. Ворохта Ивано-Франковской обл. УССР, 4—7 VIII 1983)

E. L. LYUBARSKY, K. A. MALINOVSKY, I. V. TZARIK. THE ALL-UNION CONFERENCE «DYNAMICS OF HERBACEOUS PLANT COENOPULATIONS» (VOROKHTA SETTLEMENT IN THE IVANO-FRANKOVSK DISTRICT, THE UKRAINIAN SOVIET SOCIALISTIC REPUBLIC, 4—7 VIII 1983)

Семинар состоялся на базе Карпатского стационара Института ботаники им. Н. Г. Холодного АН УССР и был организован Львовским отделением Института ботаники АН УССР, Московским государственным педагогическим институтом им. В. И. Ленина и Секцией биогеоценологии Научного совета по проблемам биосферы АН УССР. Главной задачей семинара являлись ознакомление его участников с ценопопуляционными исследованиями в нашей стране, обсуждение методов исследований ценопопуляций в лесных, луговых, степных и горных сообществах и разработка планов дальнейших исследований. В работе семинара приняло участие 30 сотрудников научно-исследовательских учреждений и вузов Москвы, Ленинграда, Казани, Свердловска, Фрунзе, Ялты, Львова и других городов. На семинаре было заслушано 15 докладов, из них по общим вопросам популяционной биологии — 8, по конкретным исследованиям — 7.

В докладе К. А. Малиновского (Львов) «Основные направления изучения популяций растений» освещены особенности генетико-эволюционного, фенетического, морфологического и ценотического направлений, их задачи, цели и методы. Высказано мнение о необходимости создания нового, синтетического направления популяционной биологии, объектом которого стала бы панмиктическая популяция как естественно-историческая и эволюционная единица; ее изучение базировалось бы на комплексных методах экологии, генетики, морфологии, биохимии, физиологии и других наук. Доклад И. В. Царика (Львов) «Опыт изучения структуры популяций автотрофных компонентов в биогеоценозах» посвящен характеристике структуры автотрофных блоков наиболее распространенных в Карпатах высокогорных биогеоценозов и их изменениям под влиянием антропогенных факторов. Докладчик обратил внимание на перспективность популяционно-консортивного анализа биогеоценозов как одного из эффективных путей раскрытия их структурно-функциональной организации.

Часть докладов была посвящена особенностям динамики ценопопуляций отдельных типов растительности. В докладе Л. Б. Заугольной (Москва) «Соотношение эндогенных и экзогенных факторов в динамике ценопопуляций степных растений» на примере ценопопуляций растений песчаной степи показаны изменения под влиянием экзогенных и эндогенных факторов таких их параметров, как численность, возрастная структура, жизненное состояние, фитомасса и степень генеративности. Большинство популяционных параметров находится под совокупным воздействием как экзо-, так и эндогенных факторов, однако при определенных обстоятельствах и по разным параметрам отдельные группы факторов могут преобладать: степень генеративности и величина потенциального урожая семян связаны с одновременным воздействием экзогенных факторов на ритм развития генеративных побегов; величина реального урожая семян и появление новых особей семенного и вегетативного происхождения находятся под влиянием экзогенных абиотических и биотических факторов; отмирание и возрастное развитие определяются в основном эндогенными причинами.

Изучению ценопопуляций в лесных сообществах посвящен доклад А. С. Климишина (Львов). Докладчик отметил отличительные признаки травянистых многолетников в лесных

сообществах и указал на принципы их отбора для исследований. К числу особенностей методики изучения лесных растений он отнес определение скорости разрастания и захвата новой территории, границы особей и возрастность. Наиболее удобными объектами для изучения признаны виды, обладающие высокой степенью эколого-морфологической пластичности, динамика которых индуцирует сукцессионные процессы, наступающие под воздействием экзогенных факторов.

Ряд докладов был посвящен изучению динамики ценопопуляций луговых растений. В докладе Л. А. Жуковой (Москва) «Динамика ценопопуляций луговых растений в природных ценозах» намечены главные задачи изучения динамики особей и популяций. Значительное внимание было уделено выбору основных показателей динамических процессов на уровне особей (устойчивость, влияние биотических факторов) и популяций (фитомасса, размещение, численность, элиминация, возрастная структура и скорость сдвига возрастности). Обращено внимание на необходимость изучения стратегии ценопопуляций, внутривидовых и межвидовых отношений, микроэволюционных процессов и применения в исследованиях экспериментальных методов. На примере ценопопуляций естественных лугов Калужской обл. И. М. Ермакова (Москва) показала многолетнюю динамику стабильного и динамического типов луговых ценопопуляций. Доказано, что устойчивость видов в ценозах осуществляется за счет 1) длительного существования старой части ценопопуляции при эпизодическом пополнении молодыми растениями, 2) постоянного пополнения ценопопуляции молодыми растениями. В докладе Г. Г. Жилиева (Львов) «Некоторые механизмы регуляции состава ценопопуляций луговых многолетников» подведены итоги стационарных исследований ценопопуляций в Карпатах. У *Soldanella hungarica* Simonk., *Homogyne alpina* (L.), *Nardus stricta* L. установлена зависимость продолжительности возрастных периодов от жизненного состояния особей и экзогенных факторов. В схемах онтогенеза этих видов выделены магистральные и дополнительные пути: первые обеспечиваются семенным возобновлением, вторые — разными формами вегетативного размножения. Приведены убедительные доказательства в пользу трактовки поливариантности онтогенеза как важнейшего гомеостатического механизма, обеспечивающего равновесность процессов старения и омоложения популяций и устойчивость их структуры.

Е. Л. Любарский (Казань) в докладе «Об адаптационных аспектах сезонных изменений структуры ценопопуляций вегетативно-подвижных растений» обратил внимание на необходимость применения экспериментов в популяционных исследованиях. Были освещены эксперименты по изучению вегетативного размножения *Ranunculus repens* L. в посадках разной загущенности и результаты определения оптимальной плотности особей. В докладе А. Р. Матвеева и Н. М. Дайнеко (Москва) «Динамика ценопопуляций на сеяных лугах» рассказано о многолетних исследованиях сезонной ритмики, численности, урожайности, семенной продуктивности и особенностей прохождения онтогенеза кормовых растений в агроценозах. Обращено внимание на значение ценопопуляционных исследований для решения практических задач луговодства.

Кроме докладов по общим и методическим вопросам на семинаре были заслушаны тематические доклады, показавшие широкое развитие ценопопуляционных исследований в СССР. Значительный интерес вызвали сообщения о ценопопуляционных исследованиях на Урале, выполняемых под руководством П. Л. Горчаковского. В докладах П. Л. Горчаковского и В. Н. Зуевой «Структура и антропогенная динамика ценопопуляций уральских эндемических астрагалов» и А. В. Степановой «Динамика возрастной структуры ценопопуляций гвоздики иглолистой» была дана характеристика малых изолированных популяций уральских эндемичных видов, показано влияние на их структуру антропогенных нагрузок, сделана попытка прогнозирования их динамики и намечены пути их охраны. О. А. Мозговая (Куйбышев) в докладе «О динамике ценопопуляций луговых трав в зависимости от воздействия удобрений» изложила результаты изучения ценопопуляций четырех видов луговых трав под воздействием азотных, калийных и фосфорных удобрений. В работе использована оригинальная методика расчета двусторонних коэффициентов отношений пары видов друг к другу и сделаны выводы о взаимоотношениях ценопопуляций в изменяющихся условиях среды. В. С. Шарашова и О. И. Евстратова (Ленинград) сообщили о некоторых особенностях ценопопуляций шучки дернистой на лугах Карельского перешейка. Ю. Н. Чернобай, О. Г. Дидух и М. А. Павлюк (Львов) в сообщении «Экохимическая характеристика среды обитания некоторых ценопопуляций в субальпийском поясе Карпат» привели результаты исследований связей между разными группами углеводов, лигнина, полифенолов и воско-смола с активностью инвертазы, уреазы и каталазы в подстилке и почвах лесных и нелесных травяных сообществ как экохимической среды обитания ценопопуляций белоуса торчащего

и овсяницы красной. Сделан вывод о экохимической обусловленности аллелопатических свойств среды обитания травяных ценопопуляций.

Вне программы на семинаре выступил **А. О. Комаров** (Пушино) с докладом о некоторых новых аспектах математического моделирования процессов регуляции в популяциях. При помощи имитационной модели докладчик рассмотрел способность популяции к восстановлению структуры при разной интенсивности отчуждения особей. Доказано существование определенного порога действия на популяцию. Также вне программы **Ю. К. Подгорный** (Ялта) прочитал доклад о некоторых эволюционно-генетических подходах к изучению горных перекрестноопыляющихся популяций (на примере древесных растений).

Участники семинара приняли следующую резолюцию:

1. Отметить успешное развитие ценопопуляционного направления как самостоятельного раздела популяционной биологии в ботанических центрах: а) в отделе экспериментальной экологии Львовского отделения Института ботаники им. Н. Г. Холодного АН УССР; б) на кафедре ботаники и в Проблемной биологической лаборатории Московского государственного педагогического института им. В. И. Ленина; в) на кафедре ботаники Казанского государственного университета им. В. И. Ленина; г) в лаборатории экологии растений и геоботаники Института экологии растений и животных АН СССР (Свердловск).

2. Считать необходимым дальнейшую разработку следующих динамических аспектов популяционной биологии растений: а) влияние эндогенных и экзогенных факторов на динамические процессы в популяциях; б) выявление связей между динамическими процессами, вызываемыми условиями среды, и микроэволюционными процессами; в) изучение устойчивости популяций к антропогенным нагрузкам и выявление регуляторных механизмов устойчивости на разных уровнях популяционной организации; г) расширение комплексных биогеоценологических исследований для изучения консортивных отношений в популяциях; д) внедрение в популяционную биологию методов инструментальной экологии.

3. Для построения общебиологической теории популяций считать целесообразным укрепление связей и интеграцию ценоценологического направления исследования популяций с генетико-эволюционным, морфологическим, фенетическим, биохимическим и другими направлениями. Также считать целесообразным привлечение математических методов для построения математических моделей, отражающих динамику и пространственную структуру популяций. С целью укрепления связей между разными направлениями популяционной биологии необходимо приступить к унификации терминов и созданию единого понятийного аппарата.

4. Рекомендовать Координационную комиссию по популяционной биологии растений содействовать более интенсивному и оперативному обмену информацией между учреждениями и лицами, занимающимися исследованием ценопопуляций.

5. Просить Редакционно-издательский совет Президиума АН УССР опубликовать материалы семинара в виде отдельного сборника. Рекомендовать также «Ботаническому журналу» публикацию отдельных статей по материалам докладов, сделанных на семинаре.

6. Поддерживать решение Всесоюзной конференции по популяционной биологии растений (Москва, 1981) и VII делегатского съезда ВБО (Донецк, 1983) о проведении в 1985 г. в Казани на базе Казанского государственного университета Всесоюзного совещания по популяционной биологии растений.

7. Рекомендовать оргкомитету семинара представить в «Ботанический журнал» информацию о семинаре для опубликования.

Е. Л. Любарский, К. А. Малиновский, И. В. Царик.

Казанский государственный университет.

Получено 19 XII 1983.

ФЛОРА, РАСТИТЕЛЬНОСТЬ И РАСТИТЕЛЬНЫЕ РЕСУРСЫ СИБИРИ

(четвертая научная сессия, Новосибирск, 21—23 IV 1983)

V. P. S E D E L N I K O V. FLORA, VEGETATION AND PLANT RESOURCES OF SIBERIA (THE FORTH SCIENTIFIC SESSION, NOVOSIBIRSK, 21—23 IV 1983)

Научная сессия регионального координационного совета по проблемам ботаники Сибири, прошедшая в Центральном сибирском ботаническом саду (ЦСБС) СО АН СССР, подвела итоги выполнения планов научно-исследовательских работ ботаниками Сибири за 2 про-

шедших года XI пятилетки. В работе сессии приняли участие свыше 50 человек из научно-исследовательских учреждений, высших учебных заведений и заповедников Сибири. На заседаниях были заслушаны 24 доклада.

Сессию открыл председатель координационного совета Л. И. Малышев, охарактеризовавший основные направления работы сибирских ботаников в XI пятилетке и вновь возникшие задачи в связи с принятием Продовольственной программы СССР. Он подчеркнул, что в последние годы деятельность сибирских ботаников значительно активизировалась, увеличилось число работ фундаментального характера, разработаны планы комплексных работ, проведен ряд всесоюзных совещаний, последнее из которых «Количественные методы изучения растительного покрова» состоялось в октябре 1982 г. в Новосибирске. В активизации деятельности велика заслуга координационного совета, но координацию надо еще более усилить, так как в некоторых вопросах она имеет формальный характер.

С отчетом о деятельности совета выступил его ученый секретарь В. П. Седельников, осветивший ход выполнения научно-исследовательских работ, предусмотренных планом Совета на второй год XI пятилетки, и научно-организационную деятельность Совета. Было отмечено, что в отчетном году наряду с теоретическими разработками большое внимание уделялось решению практических вопросов, внедрению научных разработок в народное хозяйство. Значительно увеличилось число работ по рациональному использованию растительного покрова и его охране. Расширились ботанические исследования в заповедниках Сибири.

С докладом о состоянии работы по подготовке издания «Биология нуждающихся в государственной охране растений Сибири» выступила К. А. Соболевская, отметившая, что работа идет успешно и в настоящее время подготовлен к печати первый выпуск.

Об итогах изучения флоры и растительности Кемеровской обл. рассказала Э. Д. Крапивкина. Успешно идет работа по подготовке «Определителя растений Кемеровской области», продолжается геоботаническое изучение растительности. Особое внимание уделено всестороннему обследованию реликтового липового острова, работа проводится в содружестве с ЦСБС.

Остальные научные доклады были сгруппированы по следующим направлениям: флора и систематика высших растений, низшие и мохообразные растения, растительные ресурсы, растительность, ее рациональное использование, реконструкция и охрана, экология растений и фитоценозов Сибири.

Большой интерес вызвал доклад А. С. Ревушкина, посвященный анализу эндемизма высокогорной флоры Алтая. Всего автор выделил 203 эндемичных вида и классифицировал их по группам различного ранга. Рассмотрена роль эндемичных видов в различных ценофлорах высокогорной растительности, прослежена их связь в пределах отдельных районов Алтая и сопредельных территорий. Об изученности флоры Алтайского государственного заповедника рассказал Н. И. Золотухин.

В докладе Т. А. Сафоновой дана характеристика эвгленовых водорослей водоемов средней тайги Западной Сибири. Выявлены их систематический состав и распределение по различным типам водоемов. Показана слабая ценоотическая роль этих водорослей.

Г. Д. Левадная и Ю. В. Науменко осветили особенности состава альгоценозов р. Оби ниже устья р. Иртыш. Проведено сопоставление данных по исследованным участкам с данными по средней Оби. Показано, что видовой состав фитопланктона сравниваемых участков различается слабо. Об итогах инвентаризации лишенофлоры Северо-Чуйского хребта Алтая рассказала Н. В. Седельникова. Выявлены 457 видов лишайников (ранее в литературе для этого района было указано 11 видов). Приведено распределение лишайников по семействам и жизненным формам; показана их ценоотическая роль в различных типах растительности в целом и в высокогорных сообществах в частности. В докладе Т. В. Макрый изложены результаты изучения лишайников Алтайского экспериментального хозяйства СО АН СССР. Выявлены 230 видов, проанализированы их систематический состав и закономерности распределения по основным экотопам.

Э. М. Гонтарь охарактеризовала часть видов флоры Хакасии по содержанию витамина С. Н. П. Лубягина поделилась опытом по интродукции неморальных реликтовых видов в черную тайгу Салаира.

В совместном докладе А. В. Куминовой, Г. Г. Павловой и В. А. Шоба на основе геоботанической карты М. 1 : 25 000 дана характеристика растительного покрова Алтайского экспериментального хозяйства СО АН СССР, его современного состояния и территориального размещения различных элементов растительности. Ю. М. Маскаев охарактеризовал листовичные леса центральный части Алтае-Саянской горной области, подчеркнув их фитоценоотическое и флористическое своеобразие. Выделены 7 классов ассоциаций, 11 подклассов и

35 групп ассоциаций. Охарактеризована ценофлора лиственничников. В докладе Э. А. Ершовой дана характеристика растительности Канской котловины Алтая. Сопоставление геоботанических карт 1952 и 1982 гг. выявило некоторые изменения растительности за прошедшие 30 лет. Доклад Л. К. Бардоновой посвящен роли ячменя короткоостистого на пойменных лугах р. Иволги (Забайкалье). В основу работы положен популяционно-онтогенетический метод изучения данного вида в тополого-эдафическом ряду. Элементы ряда различались степенью увлажнения и засоления почв. Выявлены условия экологического и фитоценотического оптимумов вида. Даны рекомендации по созданию искусственных сенокосов и повышению урожайности луговых трав. Т. А. Вагина и Е. И. Лапшина охарактеризовали изменения растительности приозерных котловин Карасукской депрессии в связи с аридизацией климата в последние десятилетия. Произошли изменения акватории озер и водно-солевого режима почв, что вызвало смещение экологических поясов в приозерных котловинах и соответствующие смены растительных сообществ. В. И. Валуцкий рассказал об использовании им метода итераций для выявления неравномерности распределения видов в болотных сообществах. В результате выделены зоны высокого и низкого покрытия доминантов и элементов горизонтального расчленения сообществ. Геоботаническую изученность территории заповедника «Малая Сосьва» осветил М. И. Гаврилов. К настоящему времени завершены все подготовительные работы для составления геоботанической карты М.1 : 25 000. Г. Д. Дымина охарактеризовала растительность агроценозов западного Предсалаирья, в которых зарегистрировано 210 видов сосудистых растений. Приведены данные о встречаемости видов в различных типах агроценозов. О материалах к основанию Четского южно-таежного заказника (Томская обл.) сообщила Л. А. Игнатьева.

В докладе Н. Н. Лащинского приведены результаты экспериментальных исследований структурно-функциональной организации черневых лесов Салаира. Доказано, что от соотношения древесных пород и их сомкнутости зависит и структура травяного яруса. Основным фактором, регулирующим взаимоотношения видов в сообществах, является корневая конкуренция. А. В. Ронгинская рассказала о влиянии фитоценотических условий и способа использования лугов на структуру ценопопуляций ежей сборной. Было показано, что адаптация этого вида к данным факторам проявляется в изменении численности популяций, интенсивности семенного и вегетативного размножения. Р. Я. Пленник охарактеризовала особенности адаптаций сибирских популяций люцерны серповидной при интродукции в условия влияния линии электропередачи. Отбор и пересев семян с растений, находящихся в зоне влияния ЛЭП, позволил выявить расщепления по некоторым признакам. Дальнейшая работа в этом направлении представляет большой научный и практический интерес. Об изучении водного режима мезофильных растений крупнотравных сообществ Салаира рассказала Л. П. Яблокова. Она показала, что виды данных сообществ имеют узкую экологическую амплитуду. Несмотря на это, они без изменения водного баланса хорошо переносят не только короткие засушливые периоды, но и засушливые годы.

Большинство докладов вызвало оживленную дискуссию. На заключительном заседании была обсуждена деятельность Совета за отчетный период. Все выступившие отметили положительную роль Совета в координации ботанических исследований в Сибири.

Очередную сессию координационного Совета по проблемам ботаники Сибири решено провести в 1985 г. в Томске, приурочив ее к 100-летию основания Гербария им. П. Н. Крылова.

В. П. Седельников.

Центральный сибирский ботанический сад СО АН СССР,
Новосибирск.

Получено 27 VII 1983.

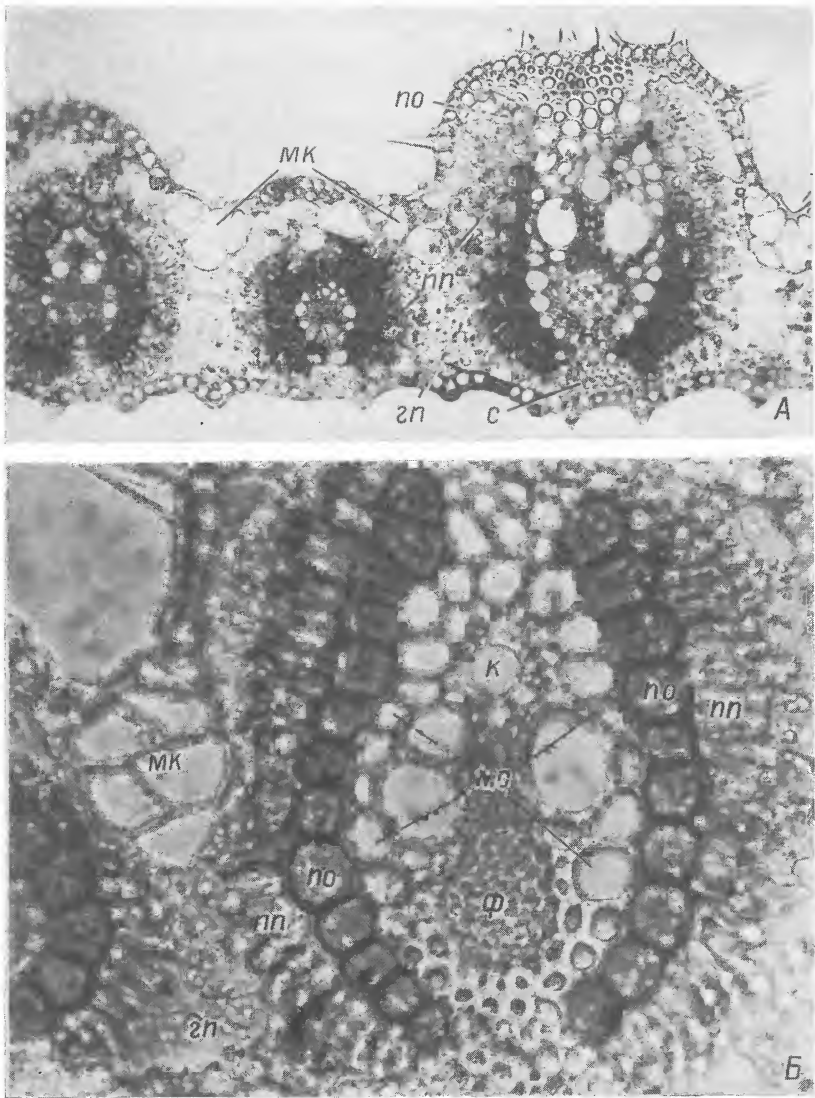


Рис. 1. Анатомическое строение листа *Stipagrostis karelinii*.

А — расположение проводящих пучков I, II и III порядков, Б — жилка I порядка: проводящий пучок окружен местомной обкладкой, крупными клетками хлорофиллоносной паренхимной обкладки и радиально расположенной палисадной паренхимой. gn — губчатая паренхима, к — ксилема, mk — моторные клетки, мо — местомная обкладка, no — паренхимная обкладка, nn — палисадная паренхима, с — склеренхима, ф — флоэма.

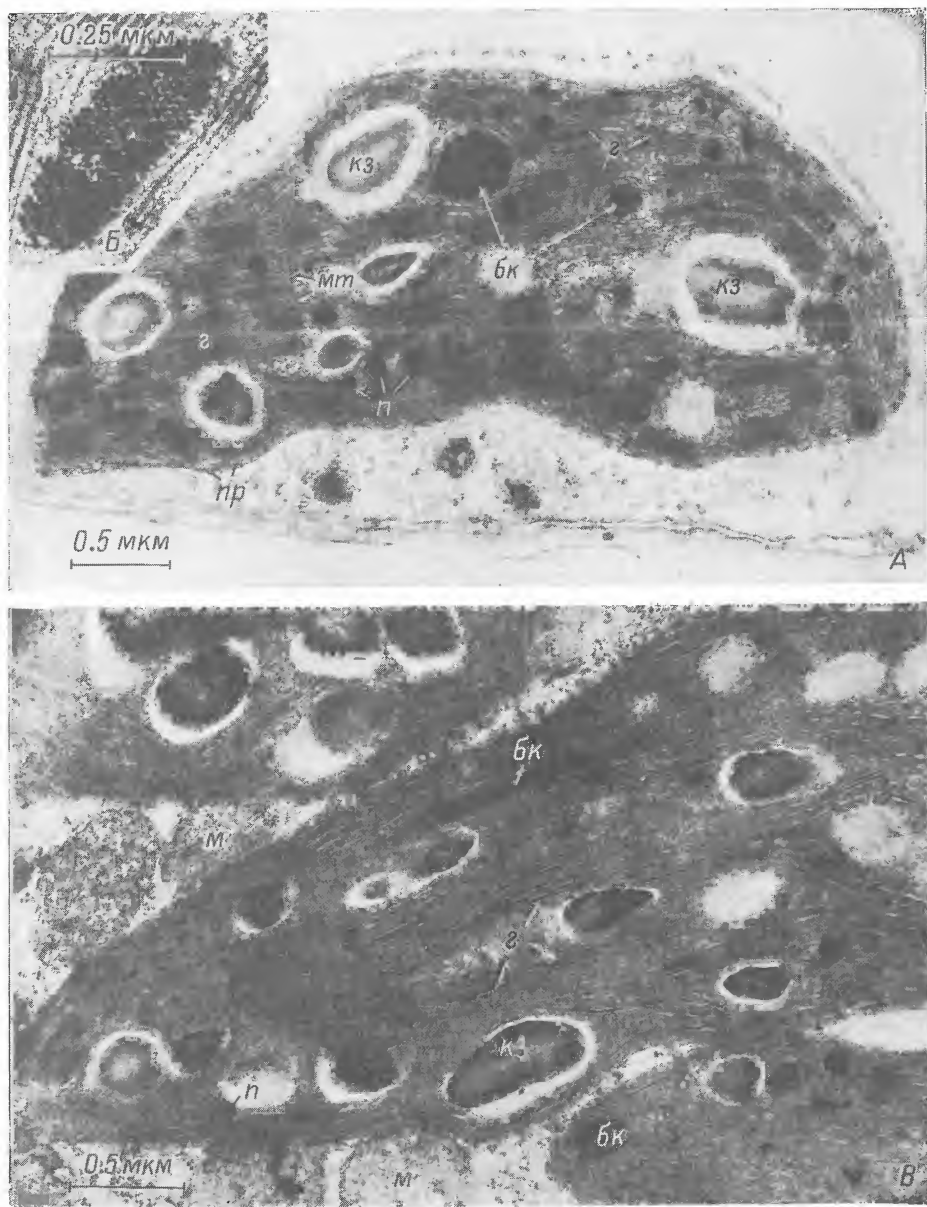


Рис. 2. Хлоропласты в хлоренхеме листа *Stipagrostis karelinii*.

А — палисадная паренхима, Б — белковый кристалл в хлоропласте палисадной паренхимы, В — паренхимная обкладка. бк — белковый кристалл, г — грана, кз — крахмальное зерно, м — митохондрия, мт — межграницы тилакоиды, п — пластоглобула, пр — периферический ретикулум.

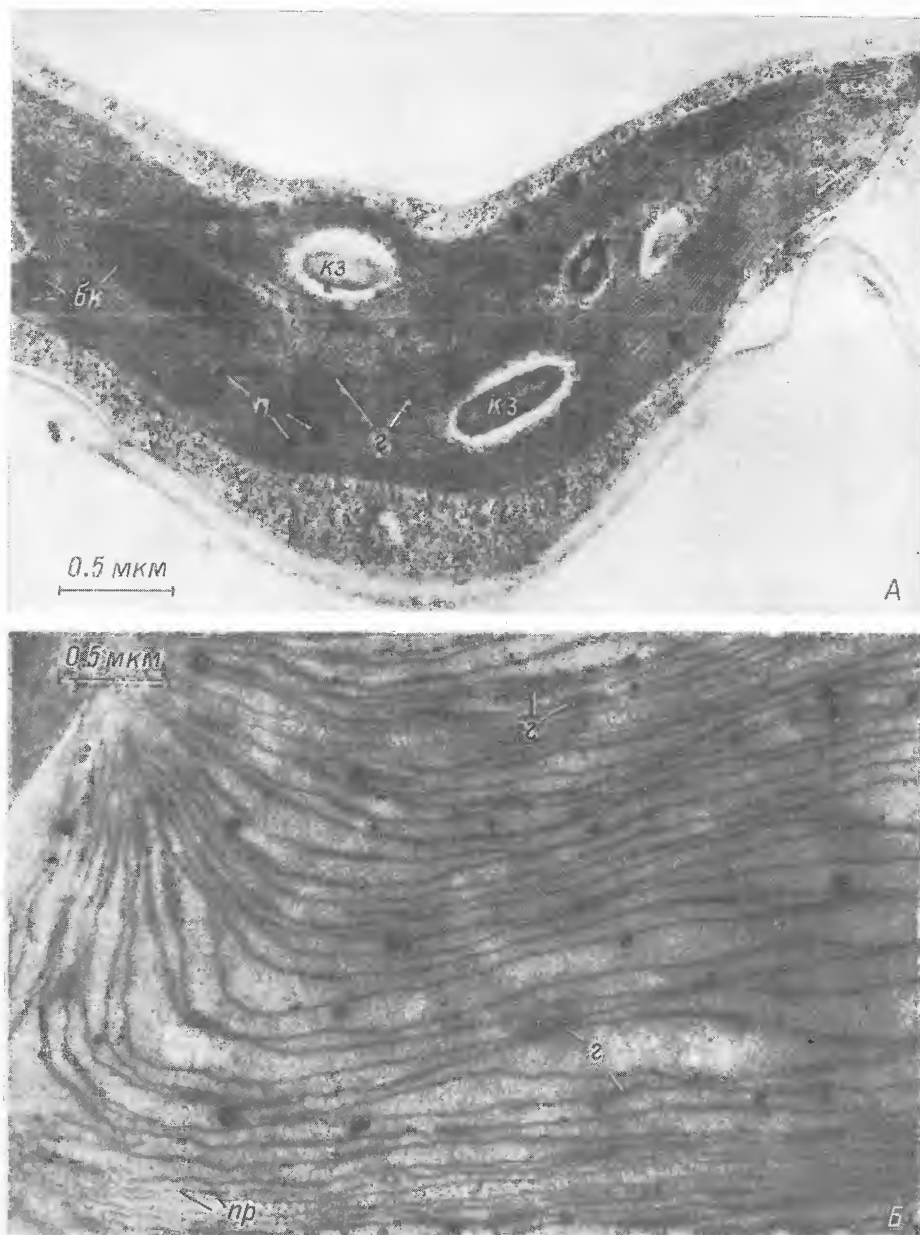


Рис. 3. Хлоропласты в хлоренхите листа *Stipagrostis pennata*.

А — паллисадная паренхима, Б — паренхимная обкладка. Обозначения те же, что и на рис. 2.

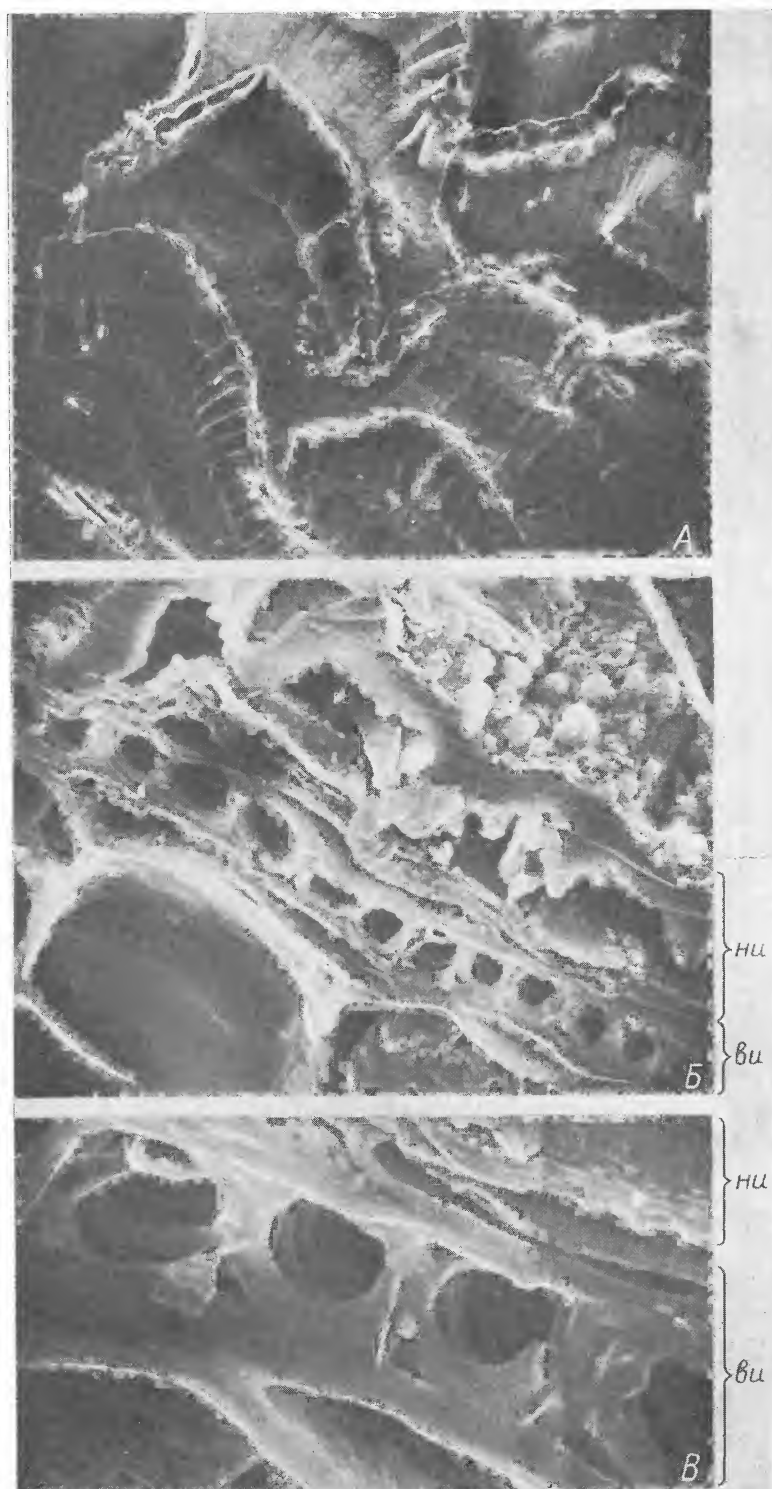


Рис. 1. Поверхность семени и строение семенной кожуры видов рода *Consolida*.
 А — поверхность семени *C. ajacis*, $\times 180$; Б, В — строение семенной кожуры *C. persica*, $\times 350$; В — фрагмент Б ($\times 450$). ни — наружный интегумент, ви — внутренний интегумент.

CONTENTS

	Page
Vassilyev A. E. The structure and formation of cell wall microfibrils	1145
Gamaley Yu. V., Pakhomova M. V. Minor veins of dicotyledonous leaf. III. Structure, functions and evolution	1159
Sveshnikova V. M. On the water regime of the plants of the Wrangel Island	1167
Sidorsky A. G., Deev S. V., Rodinov V. N., Azizov O. A., Komarova N. V., Sandal-kin V. M., Yashina A. G. Sexual structure of inflorescences in <i>Sagittaria sagittifolia</i> <i>Alismataceae</i> in the populations of some rivers of the Volga—Oka basin	1173
Prokopyev E. P. To the study of the flood-plain vegetation cover (with special reference to the Irtysh River flood-plain)	1184
COMMUNICATIONS	1195
Voznesenskaya E. V. Ultrastructure of chlorenchyma in the leaves of <i>Stipagrostis karelinii</i> and <i>Stipagrostis pennata</i> (<i>Poaceae</i>). (1195). — Trifonova V. I. Morphology of seeds and anatomical characteristics of the seed-coat in some representatives of the genus <i>Consolida</i> (<i>Ranunculaceae</i>). (1199). — Obroucheva N. V., Antipova O. V., Kovalev A. G. Discrimination between the radicle and hypocotyl of embryo axis in germinating seed of dicotyledonous plants. (1205). — Danilkiv I. S., Lesnyak E. N., Vysotskaya E. I. Cytotaxonomic studies of mosses from the South Urals. (1209). — Rodin L. E. (Ed.). Permanent studies of <i>Pistacia vera</i> communities in Badkhyz area. Phytomass dynamics. General results. (1212). — Larina T. G. On taxonomic structure of <i>Junipereta excelsae</i> forest communities. (1222). — Karpenko A. S. Large-scale mapping of the vegetation of the «Irinovka» stationar (the Leningrad District). (1228). — Rhyzhova N. A. Some aspects of classification of <i>Vaccinium myrtillus</i> (<i>Ericaceae</i>) synusia. (1233). — Rzaeva S. G. On the algoflora of the Geygel Lake (Azerbaijan). (1239). — Dorofeyuk N. I. Characteristic of diatoms from the sediments of the Tarchyin-Tzugun-Nur Lake (MPR). (1243). — Abramian A. A. Formation of the lichen cover on the naked stony ground of the Sevan Lake. (1249).	
FLORISTIC FINDINGS	1255
Tzvelev N. N. On two new species for the Europaeen part of the USSR from the genera <i>Melandrium</i> (<i>Caryophylliaceae</i>) and <i>Veronica Scrophulariaceae</i> . (1255). — Kurbanov D. New findings in the flora of Kyurendagh and other low-mountain regions of the North-West Kopetdagh. (1260). — Puzyryev A. N. The new adventive species of the <i>Brassicaceae</i> family from Udmurtia. (1269).	
CRITICS AND BIBLIOGRAPHY	1271
Dyrenkov S. A. <i>Hans Leibundgut</i> . Europaeen mountain virgin foress level. 1982. (1271). — Grubov V. I. (<i>A review</i>). An enumeration of the vascular plants from Tibet. 1980. (1276). — Rubtsov N. I. B. A. <i>Bykov</i> Ecological dictionary. 1983. (1278). — Sinadsky Yu. V. V. A. <i>Parnes</i> . Isaak Grigoryevich Beilin. 1983. (1280). — Matveyeva E. P. (<i>A review</i>). Natural meadows of the Ukrainian Polessye. 1982. (1282).	
CHRONICLE	1285
Gribova S. A. The Ist workshop on the «Vegetation map of Europe» of the countries — members of the COMECON (Kiev, 6—11 VI 1983). (1285). — Djinoridze R. N. The Ist work seminar on diatoms (Novosibirsk, 16—21 V 1983). (1290). — Lyubarsky E. L., Malinovskiy K. A., Tzarik I. V. The All-Union conference «Dynamics of herbaceous plant coenopopulations» (Vorokhta settlement in the Ivano-Frankovsk District, the Ukrainian Soviet Socialistic republic, 4—7 VIII 1983). (1292). — Sedelnikov V. P. Flora, vegetation and plant resources of Siberia (the forth scientific session, Novosibirsk, 21—23 IV 1983). (1294).	

СО Д Е Р Ж А Н И Е

	Стр.
Васильев А. Е. Строение и образование микрофибрилл клеточной оболочки	1145
Гамалей Ю. В., Пахомова М. В. Мелкие жилки листа двудольных. III. Структура, функции, эволюция	1159
Свешникова В. М. О водном режиме растений острова Врангеля	1167
Сидорский А. Г., Деев С. В., Родинов В. Н., Азизов О. А., Комарова Н. В., Сандалкин В. М., Яшина А. Г. Половая структура соцветий <i>Sagittaria sagittifolia</i> (<i>Alismataceae</i>) в популяциях некоторых рек Волжско-Окского бассейна	1173
Прокопьев Е. П. К изучению структуры растительного покрова пойм (на примере поймы реки Иртыш)	1184
СООБЩЕНИЯ	1195
Вознесенская Е. В. Ультраструктура хлоренхимы листа <i>Stipagrostis karelinii</i> и <i>Stipagrostis pennata</i> (Poaceae). (1195). — Трифонова В. И. Морфология семян и анатомическая характеристика семенной кожуры нескольких представителей рода <i>Consolida</i> (<i>Ranunculaceae</i>). (1199). — Обручева Н. В., Антипова О. В., Ковалев А. Г. Способы разграничений корня и гипокотили в зародыше прорастающего семени двудольных. (1205). — Данилкив И. С., Лесняк Е. Н., Высоцкая Е. И. Цитотаксономическое изучение листовых мхов Южного Урала. (1209). — Родин Л. Е. (Редактор). Стационарные исследования фисташников Бадхиза. Динамика фитомассы. Общие итоги. (1212). — Ларина Т. Г. О таксономической структуре сообществ можжевельного леса (<i>Junipereta excelsae</i>). (1222). — Карпенко А. С. Крупномасштабное картографирование растительности стационара «Ириновка» (Ленинградская область). (1228). — Рыжова Н. А. Некоторые аспекты классификации синузий <i>Vaccinium myrtillus</i> (<i>Ericaceae</i>). (1233). — Рзаева С. Г. Об альгофлоре озера Гейгэль (Азербайджанская ССР). (1239). — Дорофеев Н. И. Характеристика диатомовых водорослей донных отложений озера Тархийн-Цаган-Нур (МНР). (1243). — Абрамян А. А. Формирование лишайникового покрова на обнаженных каменистых грунтах озера Севан. (1249).	
ФЛОРИСТИЧЕСКИЕ НАХОДКИ	1255
Цвелев Н. Н. О двух новых для европейской части СССР видах из родов <i>Melandrium</i> (<i>Caryophyllaceae</i>) и <i>Veronica</i> (<i>Scrophulariaceae</i>). (1255). — Курбанов Д. Новинки флоры Кюрендага и других низкогорий северо-западного Копетдага. (1260). — Пузырев А. Н. Новые адвентивные виды сем. <i>Brassicaceae</i> в Удмуртии. (1269).	
КРИТИКА И БИБЛИОГРАФИЯ	1271
Дыренков С. А. Ханс Лейбундгут. Европейские девственные леса горной ступени. 1982. (1271). — Грубов В. И. (Рецензия). Перечень сосудистых растений Тибета. 1980. (1276). — Рубцов Н. И. Б. А. Быков. Экологический словарь. 1983. (1278). — Синадский Ю. В. В. А. Парнес. Исаак Григорьевич Бейлин. 1983. (1280). — Матвеева Е. П. (Рецензия). Природные луговые угодья Украинского Полесья. 1982. (1282).	
ХРОНИКА	1285
Грибова С. А. I рабочее совещание по «Карте растительности Европы» стран — членов СЭВ (Киев, 6—11 VI 1983). (1285). — Джиноридзе Р. Н. I рабочий семинар по диатомовым водорослям (Новосибирск, 16—21 V 1983). (1290). — Любарский Е. Л., Малиновский К. А., Царик И. В. Всесоюзный семинар «Динамика ценопопуляций травянистых растений» (с. Ворохта Ивано-Франковской обл. УССР, 4—7 VIII 1983). (1292). — Седельников В. П. Флора, растительность и растительные ресурсы Сибири (четвертая научная сессия, Новосибирск, 21—23 IV 1983). (1294).	